وظائف أعضاء النبات

تأليف
محمد جميل عبد الحافظ
بكالوريوس علوم (مرتبة الشرف الأولى)
وماجستير علوم من جامعة فؤاد الأول
مدرس بكلية الزراعة

الطبعة الأولى
١٣٦٨ هـ - ١٩٤٩ م

ملتزمة النشر والطبع
مكتبة النهضة المصرية
٩ شارع عدلي باشا : بالقاهرة

مطبعة الشبكشي بالأزهر بمصر

وظائف أعضاء النبات

تأليف
محمد جميل عبد الحافظ
بكالوريوس علوم (مرتبة الشرف الأولى)
وماجستير علوم من جامعة فؤاد الأول
مدرس بكلية الزراعة

الطبعة الأولى
١٣٦٨ هـ - ١٩٤٩ م

ملتزمة النشر والطبع
مكتبة النهضة المصرية
٩ شارع عدلي باشا ، بالقاهرة

مطبعة الشبكشي بالأزهر بمصر

المحتـــويات

بسم الله الرحمن الرحيم

وظائف أعضاء النبات

علم وظائف أعضاء النبات هو الناحية العلمية التي تتعلق بدراسة ظواهر الحياة في النبات ومعرفة الطريقة التي يؤدي بها كل عضو من أعضائه وظيفته الحيوية .

وتعزى الظواهر الحيوية وضوابطها في الكائنات الحية ، نباتية كانت أو حيوانية ، إلى خواص خلاياها المكونة لها ، فالخلية هي الوحدة الأساسية لتركيب الكائن الحي وتستقر في مادتها المخاطية جميع العوامل المسببة والمهيمنة على الظواهر الحيوية جميعها من نمو وتطور وحركة وتكاثر . . . الخ

وفي عام ١٨٤٤ أطلق فون مول [١] على هذه المادة المخاطية اسم « بروتوبلازم » وظل هذا الاسم مطلقا على شتى أشكال المادة الحية .

---

(١) Von Mohl

الخلية النباتية

تتميز الخلية النباتية عن الخلية الحيوانية بأن مادتها الحية محوطة بغلاف رقيق يسمى « الجدار الخلوى » ، وتبطن هذا الجدار من الداخل المادة البروتوبلازمية . وبروتوبلازم الخلايا الناشطة عبارة عن مادة شفافة غائرة قليلا ومحببة ، ويحتوى على عدد من المركبات أهمها « النواة » ، وهى جسم معتم كروى الشكل تقريبا ، يفصله عن بقية البروتوبلازم غشاء معين هو « الغشاء النووى » . ويوجد داخل هذا الغشاء المحيط بالنواه سائل صاف يعرف « بالعصير النووى » وشبكة دقيقة من مادة معتمة هى « الشبكة الكروماتينية » وكتلة كروية واحدة أو أكثر تعرف « بالنوية » أو « النويات » . ويطلق على جميع البروتوبلازم خارج نواة الخلية اسم « سيتوبلازم » .

والسيتوبلازم عبارة عن مادة غروية صافية ذات قوام سائلى إلا أنها أقل سيولة من الماء . وإذا فحص السيتوبلازم خلال المجهر بقوة تكبير عالية فإنه يلاحظ وجود حبيبات وقطيرات دقيقة معلقة به ، وتبدو هذه الجسيمات عادة فى حركة مستمرة (الحركة البراونيه) (١) . أما الجزء السائلى من السيتوبلازم فقد يشاهد أيضا فى حركة انسيابية على السطح الداخلى لجدار الخلية (الانسياب البروتوبلازمى) (٢) .

وتدل خواص السيتوبلازم وما يتم به من عمليات متعددة متباينة من بناء وتمثيل وهدم ونمو وإحساس وتناسل وما إلى ذلك على أنه ليس مادة واحدة ، بل يجب اعتباره مجموعة معقدة من المواد .

وقد أوضح التحليل الكيماوى أن بروتوبلازم الخلايا الناشطة يحتوى على ٨٠ — ٩٠ ٪ ماء (٣) ، والباقى وهو المادة الجافة بعضه مواد غير عضوية (٥ — ٧ ٪) والباقى مواد عضوية بعضها يقبل الذوبان فى الماء من سكريات وبروتينات وأميدات وأحماض أمينية ، والبعض الآخر لا يقبل الذوبان فى الماء

---

(١) Brownian movement

(٢) Protoplasmic streaming

(٣) لا يتجاوز الماء الموجود فى بروتوبلازم البذور الجافة عادة ١٠ ٪

كالدهون والبروتينات الغروية والكربوايدرات عديدة السكر وغيرها من المركبات العضوية . وتتراوح قيمة الأس الايدروجينى (١) لسيتوبلازم الخلايا النباتية عادة بين ٦٫٨ ، ٧ .

ومما هو جدير بالملاحظة أنه لا أثر مطلقاً لظواهر الحياة فى كل من هذه المركبات خارج الخلية ، ولو مزجت جميعها بنفس النسب التى توجد عليها فى البروتوبلازم فإنها لا تكوّن مادة حية أبدا ، وهذا يدل دلالة واضحة على أن حيوية البروتوبلازم إنما تتوقف على التنسيق الداخلى الغامض لمجموعة مركباته المعقدة . وتعانى هذه المجموعة تغييرات مستمرة إلا أنها تكون منتظمة بحيث لا تخل بتنسيقها ، وتكون الخلية حية طالما بقى تنسيق هذه المجموعة البروتوبلازمية مستمراً . أما إذا هدم التنسيق الداخلى للبروتوبلازم - كما يحدث عند طحن الخلية طحناً تاماً أو عند معاملتها بمادة ضارة — فعندئذ تنعدم ظواهر الحياة ويموت البروتوبلازم ولا يبقى من خواصه غير الخواص الطبيعيـــة والكيماوية المميزة لمركباته .

وتوجد فى السيتوبلازم أجسام عديدة تعرف « بالبلاستيدات » . وهى مركبات سيتوبلازمية تكون عادة مراكز لأنواع خاصة من النشاط الفسيولوجى . وللبلاستيدات أشكال مختلفة فى الطحالب ، أما فى النباتات الراقية فإنها توجد على شكل حبيبات بيضاوية ممتلئة بالكلوروفيل أو بعض المواد الملونة .

وتوجد داخل السيتوبلازم أيضا بعض المنتجات الغذائية كالحبيبات النشوية وبروتينات متبلورة وبلورات أخرى مختلفة .

ويفرز السيتوبلازم مركبات مختلفة تقوم بوظيفـــة العوامل المساعدة فى التفاعلات التى تتم داخل الخلية تعرف « بالانزيمات » .

ويفرز السيتوبلازم أيضا مركبات سيليلوزية وبكتينية مختلفة تتركب منها الجدر الخلوية المغلفة للخلايا النباتية .

ويحتوى السيتوبلازم على فجوات سائلية (٢) يملؤها محلول مائى لذائبات

---

(١) pH value

(٢) Vacuoles

كثيرة منها بعض السكريات وأملاح معدنية وأحماض عضوية وأحماض أمينية وأميدات وشبه قلويات وجلايكوسيدات وفلاڤونات وأنثوسيانين . وتوجد فى هذا المحلول أيضا بعض البروتينات والليبويدات وغيرها بحالة غروية .

وتتعذر مشاهدة هذه الفجوات فى سيتوبلازم الخلايا الناشئة الحديثة ، إلا أنه أثناء نمو تلك الخلايا تظهر فى سيتوبلازمها فجوات دقيقة يتكاثر عددها ويكبر حجمها ويتصل بعضها ببعض طالما استمرت الخلية فى النمو حتى تكوّن فى النهاية فجوة كبيرة واحدة تشغل الجزء المركزى من حيز الخلية وتدفع السيتوبلازم إلى وضع محيطى ، وبذلك يتحور سيتوبلازم الخلية من كتلة صماء إلى كيس يبطن الجدار الخلوى ويملؤه المحلول المائى المسمى « بالعصير الخلوى »[1]. وتتخلل هذه الفجوة العصارية عادة خيوط سيتوبلازمية دقيقة تتجه جميعها من منطقة النواة وتصل بينها وبين السيتوبلازم المحيطى .

وتسمى الخلية النباتية فى هذا الطور من أطوار نموها « الخلية ذات الفجوة » أو « الخلية البالغة » (٢)

وبالرغم من أن الجدار الخلوى يبدو كأنه يفصل بروتوبلازم الخلية فصلا تاما عن بروتوبلازم ما جاورها من الخلايا ، إلا أن هناك اتصالا سيتوبلازميا من خلية لأخرى عن طريق ثقوب دقيقة تخترق الجدر الخلوية وتمر خلالها خيوط سيتوبلازمية تعرف « بالبلازمودزما » .

أغشية الخلية

يبين فى وضوح مما تقدم أن للخلية النباتية ذات الفجوة غشاءين :

(١) الجدار الخلوى

وهو غشاء يفرزه البروتوبلازم عقب الطور النهائى مباشرة لعملية الانقسام العادى بحيث يفصل بين المادة الحية لكل من الخليتين الجديدتين .

وهذا الغشاء غير تابع للمادة الحية ، وإنما هو أثر من آثار نشاطها ، ويطلق عليه اسم « الغشاء غير الحىّ » .

---

(١) يتراوح الأس الايدروجينى للعصير الخلوى بين ٥٫٥ ، ٦٫٥ .

(٢) Vacuolated or mature cell

ويتركب هذا الغشاء الأولى المسمى « بالصفيحة الوسطية » (١) من مركبات بكتينية غروية (٢) تكون عادة على صورة « بكتات كالسيوم » ، ويكون الغشاء رقيقا جدا عند بدء تكوينه ، ثم يزداد سمكه تدريجيا أثناء كبر الخليـــة باضافة أفرازات من سيتوبلازم كل من الخليتين الحديثتين على جانبي الصفيحة الوسطية . والمادة الأساسية المكونة لهذه الافرازات الجديدة هي السيليلوز (٣) . ويكون السيليلوز متحدا مع كمية كبيرة من المواد البكتينية فى جميع الأنسجة البرانشيمية . وقد يختلط السيليلوز أحيانا بمادة « اللجنين » (٤) كما هو الحال فى معظم خلايا الأنسجة الخشبية وغيرها من الجدر المغلظة ، أو بمادة « الكيوتين » (٥) كما فى جدر خلايا بشرة الأوراق والسوق والفواكه وغيرها من الأعضاء ، أو بمادة « السيوبرين » (٦) كما فى جدر الخلايا الفلينية .

وقد يكون التغليظ طفيفا بحيث لا يجاوز الجدار سمكه الأصلى إلا قليلا ، أو يكون كبيرا بحيث يكاد الجدار يملأ التجويف الخلوى ، فقد تصل كمية التغليظ فى

---

(١) Middle lamella

(٢) Pectic substances وهى مواد كربوايدراتيه قاعدتها مركب حامضى يعرف بحامض البكتيك Pectic acid مكون من جزىء من الجالاكتوز وآخر من الأرابينوز وأربع جزيئات من حامض الجالاكتورونيك . ولا تتأثر المركبات البكتينية بالمواد المستعمله فى الكشف عن السيليلوز وإنما تعرف بقابليتها للذوبان فى أكسالات النوشادر وباصطباغها بأحمر الروذينيم Ruthenium red

(٣) Cellulose وهو مركب كربوايدراتي يتركب جزيئه من عدة جزيئات من الجلوكوز ويمكن الكشف عن وجوده بمحلول كلوريد الزنـك اليودى Chlor-zink iodine إذ أنه يصبغ السيليـلوز باللون الأزرق ، أو بقابليته للذوبان فى (كلوريد الزنك + حامض كلوردريك) أو فى مذيبات أخرى .

(٤) Lignin ــ وتعطى الجدر الخلوية الملجننة لونا أصفر عند معاملتها بكلوريد الأنيلين Aniline chloride ، ولونا أحمر مع فلوروجلوسينول Phloroglucinol و حامض الكلوروردريك .

(٥) Cutin وهو خليط من مواد شبه شمعية ، ولا يذوب الكيوتين في مذيبات السيليلوز ولكن قد يذوب جزء منــه فى القلويات . ويصطبغ الكيوتين « بسودان ٣ » وبغيره من أصباغ الليبويدات ، كما يعطى لونا بنياً عند معاملته بكلوريد لزنك اليودى .

(٦) Suberin وهو خليط من مركبات متعـددة بعضها من مكونات الكيوتين ، ولذلك فإن الخواص العامة لكل منهما متشابهة .

الجدار الخلوى لألياف الكتان مثلا إلى ما يقرب من ٩٠ ٪ من مساحة المقطع المستعرض للخلية .

وفى كثير من الأحوال يكون تغليظ الجدار الخلوى غير منتظم ، فتوجد بين المناطق المغلظة مواضع يحتفظ فيها الجدار برقته تسمى « النقر » [١] وهى التى يسهل تبادل المواد من خلية إلى أخرى خلالها .

ومن بين المركبات الأخرى التى قد تدخل فى تكوين الجدر الخلوية بعض المواد الصمغية والدهنية والبروتينات والتانينات والمواد الملونة . وكذلك بعض الأملاح غير العضوية ، وكثيرا ما تشاهد بللورات عنقودية من أكسالات الكالسيوم مدلاة من الجدر الخلوية .

(٢) الغشاء البروتوبلازمى

وهو طبقة السيتوبلازم عند اتخاذه الوضع المحيطى نتيجة لتكوين الفجوة العصارية بالخلية أثناء نموها ، إذ أنه عند نمو الخلية النباتية لا تتزايد كمية البروتوبلازم بها زيادة متكافئة مع زيادة حجمها — كما هو الحال عند نمو الخلية الحيوانية — بل تدفعه الفجوة المركزية المتكونة إلى وضع محيطى كما قدمنا ، وقد يصل حجم الخلية النباتية إلى خمسمائة ضعف حجمها الأصلى بينما لا تزيد كمية البروتوبلازم بها سوى زيادة طفيفة . وترق الطبقة السيتوبلازمية تدريجياً كلما كبرت الخلية ، أى كلما ازداد حجم عصيرها الخلوى ، إلى أن تصبح كغشاء رقيق لا بد أن تتسرب خلاله جميع المواد الداخلة للفجوة أو الخارجة منها .

يطلق على هذا الغشاء اسم « الغشاء البروتوبلازمى » أو « السيتوبلازمى » لأن السيتوبلازم هو المادة المكونة له ، ويسمى أيضا « الغشاء الحى » تمييزاً له عن الجدار الخلوى غير الحى .

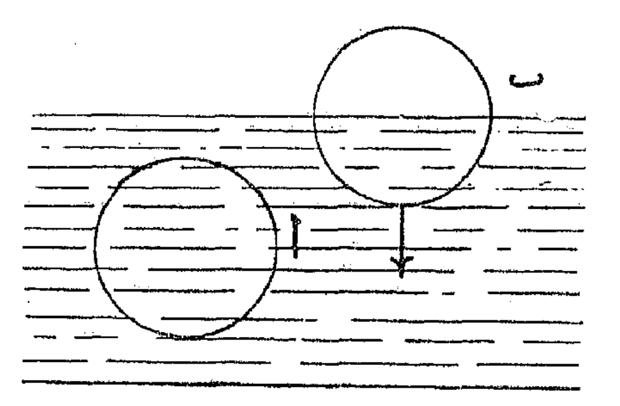
والخواص الطبيعية لهذا الغشاء هى نفس خواص السيتوبلازم السابق ذكرها ، أى أنه فى حالة غروية وذو قوام سائلى .

وتختلف الخواص الطبيعية لسطحى الغشاء السيتوبلازمى السائلى الملاصق أحدهما

---

(١) Pits

للجدار الخلوى والآخر للعصارة الخلوية عن الخواص الطبيعية للطبقة الوسطية التى بينهما مثلما يختلف سطح أى سائل من حيث خواصه الطبيعية عن بقية كتلة السائل العامة، فجزيئات السائل الموجودة بداخله تكون محوطة من جميع جوانبها بجزيئات أخرى، وبالرغم من أن هذه الجزيئات فى حركة سريعة بفعل طاقتها الحركية، فإن كل جزىء منها يكون جاذباً للجزيئات المجاورة، ومعرضاً فى نفس الوقت لجاذبيات (قوة تماسك) متكافئة فى كل جانب من جوانبه (أ شكل ١)



شكل (١)

ا — جزىء داخلى تحت تأثير قوى تجاذبية متعادلة.

ب — جزىء سطحى تحت تأثير قوى تجاذبية غير متعادلة تكون محصلتها ميل الجزىء للحركة فى اتجاه السهم.

أما جزيئات السائل المكونة لطبقته السطحية فإنها تكون معرضة لجاذبيات جانبية وأخرى نحو الداخل فقط، بحيث لا يوجد ما يعادلها نحو الخارج (ب شكل ١)، ويترتب على ذلك شد الجزيئات السطحية وجذبها نحو الداخل، أى يكون هناك ميل لتقليل عدد الجزيئات عند السطح، فتتضاءل مساحته حتى تصل إلى أقل حد ممكن.

يقال لهذا الشد الذى يعانيه سطح السائل فيجعله ميالا للتقلص والانكماش كما لو كان غشاء مرناً مَمطاً «التوتر السطحى» (١)

وهذا يفسر ميل قطرات السائل المتساقطة لأن تتخذ شكلا كرويا (٢) لأن مسطح الكرة هو أصغر مساحة سطحية ممكنة لحجم معين من السائل، كما يفسر تجمع نقط السائل عند تلامسها، إذ تقل باندماجها مساحة سطحها الكلى عما لو بقيت منفصلة.

وإذا تلامس سائلان لا يمتزجان فإن سطح الانفصال، وهو ما يعبر عنه

---

(١) Surface tension

(٢) يتوقف حجم القطرات المتساقطة على قيمة التوتر السطحى للسائل، ويمكن مقارنة التوتر السطحى للسوائل المختلفة بتقدير عدد القطرات المتكونة من أحجام متساوية منها.

« بالسطح البينى » (١) ، يعانى توتراً يقال له « التوتر البينى » (٢) لأن الجزيئات السطحية لكل من السائلين تكون واقعة تحت تأثير قوتين تجاذبيتين إحداهما من جزيئات نفس السائل الداخلية والأخرى من جزيئات السائل الآخر ، ويكون التوتر البينى لسطح الانفصال مساويا الفرق بين هاتين القوتين ، وهو بلا شك أقل من التوتر السطحى للسائل ذى التوتر السطحى الأعلى ، لأن كلا من السائلين يجذب جزيئات السائل الآخر فيقل بذلك شد السائل لجزيئاته نحو الداخل عند السطح البينى .

وعندما يكون التوتر البينى لسائلين مساوياً صفراً أو سلبياً فإن السائلين يمتزجان امتزاجا تاما .

ويطلق « التوتر السطحى » على حالة التوتر التى يعانيها سطح سائل ما ملامس لطور غازى أو بخارى ، أى أن التوتر السطحى هو أحد أنواع التوتر البينى .

وتؤثر المواد الذائبة فى أى سائل على قيمة توتر سطحه الذى يفصله عن أى طور آخر سواء كان سائلا (لا يمتزج به) أو غازياً . ويمكن القول بأن أغلب المركبات العضوية ، وبخاصة ذات السلاسل الكربونية الطويلة ، من شأنها أن تخفض التوتر السطحى للماء عند اذابتها فيه لأن التجاذب بين جزيئات هذه المواد وجزيئات الماء أقل من التجاذب بين جزيئات الماء بعضها مع بعض ، ويترتب على ذلك أن تحل جزيئات مثل هذه المواد محل جزيئات الماء فى الطبقة السطحية أو السطوح البينية (٣) ويصبح تركيز الذائبات فيها أكبر من تركيزها فى بقية كتلة السائل . وتسمى هذه الظاهرة وهى تجمع المواد الذائبة الخافضة للتوتر عند السطح البينى لطورين لا يمتزجان كالزيت والماء أو الماء والهواء « التجمع السطحى الموجب » (٤) .

---

(١) Interface

(٢) Interfacial tension

(٣) إذا أضيفت كمية من الفحم الحيوانى إلى سائل ملون كمحلول أزرق المثيلين المخفف فإنه يلاحظ اختفاء لون المحلول . وتعليل ذلك أن جذب الكربون لجزيئات أزرق المثيلين أعظم من جذب الماء لها ، ولذلك يكون تراكم جزيئات الذائب أعظم عند السطوح البينية (التجمع السطحى البينى — Interfacial adsorption) .

(٤) Positive adsorption

غير أن القليل من المركبات العضوية ، كسكر القصب مثلا ، تعمل على زيادة التوتر السطحي للماء زيادة طفيفة .

ويطلق على هذا النوع من التجمع السطحي الذي يتوقف أساسياً على قوى التماسك والتلاصق بين الجزيئات اسم « التجمع السطحي الميكانيكي »[١] تمييزاً له عن أنواع أخرى من هذه الظاهرة أهمها « التجمع السطحي الكهربائي »[٢] ، فلو غمس الطرف السفلي لشريحة من ورق الترشيح السيليلوزي في محلول الايوسين فإنه يلاحظ ارتفاع الايوسين خلال ورقة الترشيح بنفس المعدل تقريباً الذي يرتفع به الماء بالخاصية الشعرية . بينما إذا غمست شريحة أخرى بنفس الطريقة في محلول أزرق المثيلين فإن الماء يرتفع خلال ورقة الترشيح بنفس معدل ارتفاعه من محلول الايوسين ، أما الصبغة فإنها ترتفع ارتفاعا ضئيلا . ويرجع السبب الرئيسي في اختلاف هاتين الصبغتين إلى الشحنة الكهربائية التي تحملها أيوناتهما الملونة . فأيونات الايوسين سالبة الشحنة . أما أيونات أزرق المثيلين فموجبة ، ويكتسب السيليلوز شحنة سالبة عند غمسه في الماء ، ولذلك فإن أيونات الايوسين المتنافرة مع سطح الخيوط السيليلوزية تنساق نحو مركز الأعمدة المائية الشعرية وتتحرك إلى أعلى ورقة الترشيح بنفس معدل حركة الماء خلالها تقريباً . أما في الحالة الأخرى فبمجرد أن تتلامس دقائق أزرق المثيلين الموجبة الشحنة مع السطح السيليلوزي السالب الشحنة فإن هذه الدقائق تلتصق بالسطح بفعل قوى التجاذب الكهربائي ، أي أنها تتجمع تجمعا سطحياً كهربائياً . ولذلك فإن ارتفاع أزرق المثيلين يكون بطيئا جداً نسبياً ، بينما يرتفع الماء بنفس معدل ارتفاعه تقريبا من محلول الايوسين .

وأغلب الأملاح غير العضوية تعمل على زيادة التوتر السطحي للماء عند إذابتها فيه (مثل كلوريد الصوديوم أو الكالسيوم أو الماغنسيوم أو كبريتات الصوديوم) لأن جزيئات هذه المواد تجذب جزيئات الماء بشدة أكبر من جذب جزيئات الماء بعضها بعضاً (إلا أن هذه الزيادة لا تكون كبيرة أبداً) ، ويترتب

---

(١) Mechanical adsorption

(٢) Electrical adsorption

على ذلك أن يكون تركيزها فى كتلة السائل أعظم منه فى الطبقة السطحية ، ويقال لهذه الظاهرة « التجمع السطحى السالب » (١) .

نستخلص مما تقدم أنه نتيجة لظاهرتى التوتر السطحى والتجمع السطحى يختلف سطح أى سائل عن كتلته العامة (١) من حيث سلوكه كغشاء مرن ممتط (٢) ومن حيث قوامه إن كان بالسائل ذائبات . إذ يختلف توزيعها وتركيزها عند طبقته السطحية عن توزيعها وتركيزها فى بقية كتلته اختلافا قد يغير قوام الطبقة السطحية للسائل فيجعلها — فى بعض حالات التجمع السطحى الموجب — ذات قوام أقرب إلى الصلابة منه إلى السيولة (٢) .

ونظرا لأن الغشاء السيتوبلازمى السائلى يتصل اتصالا مباشرا بطورين لا يمتزجان به ، وهما الماء المشبع للجدار الخلوى من الخارج والعصير الخلوى من الداخل ، ويفصله عن كل منهما سطح بينى ، فإن هذين السطحين يختلفان فى كثير من خواصهما الطبيعية الكيماوية عن طبقة السيتوبلازم الوسطية ، فهما أكثر مرونة وأقل سيولة منها ، ويتميزان عند الفحص المجهرى الدقيق بشدة صفائهما بالنسبة للكتلة الوسطية المحببة المعتمة .

ويطلق على السطح الخارجى للسيتوبلازم « الغشاء البلازمى الخارجى » أو « إكتوبلاست » (٣) ، ويطلق على الآخر « الغشاء البلازمى الداخلى » أو « تونوبلاست » (٤) . أما الطبقة الوسطية فتسمى « إندوبلازم » أو « ميزوبلازم » (٥) .

ويتكون الغشاءان البلازميان نتيجة لتجمع البروتينات وأشباه الدهنيات وغيرها من مركبات المادة البروتوبلازمية والأطوار المتصلة بها (الماء الجدارى والعصير

---

(١) Negative adsorption

(٢) إذا حضر خليط من زلال البيض فى الماء تكونت فوق سطحه طبقة غشائية رقيقة . ويعزى تكوين هذا الغشاء إلى أن زلال البيض من شأنه أن يخفض التوتر السطحى للماء الملامس للهواء فتميل جزيئات الزلال إلى الهجرة نحو سطح الخليط فيزداد تركيز الزلال تدريجيا فى الطبقات السطحية إلى حد تحوله إلى طبقة غشائية متصلبة .

(٣) External plasma membrane or ectoplast

(٤) Internal " " or tonoplast

(٥) Endoplasm or mesoplasm

الخلوى) التى من شأنها أن تخفض التوتر البينى تجمعا سطحياً عند سطحى الانفصال الخارجى والداخلى ، أى أن تلك الأغشية ليست متجانسة التركيب ، بل تتألف من مواد متباينة متماسكة تشبه فى تماسكها ونظام تراصها ما يسمى « بالمزايكو » .

ومن الواضح أن هذه الأغشية ليست ذات تركيب ثابت بل يتغير تركيبها بتغير تركيب البروتوبلازم نفسه أو الأطوار المتصلة به . كما أنه لا يمكن وضع حد فاصل بين ما يسمى الغشاء البلازمى والكتلة السيتوبلازمية ، لأن السطح البينى يتدرج أحيانا تدرجا حاداً ، وأحيانا أخرى تدرجا بطيئاً نحو طورى الانفصال ، ويتوقف ذلك على العوامل الملابسة من جهة ، وعلى تركيب كل من الكتلة السيتوبلازمية والوسط المتصل بها من جهة أخرى .

وحيث أن تركيب المحاليل العصارية يختلف عادة عن تركيب المحاليل المبللة للجدر الخلوية والمتصلة اتصالا مباشراً بالسيتوبلازم ، فمن المتوقع إذن أن يغاير الغشاء البلازمى الخارجى من حيث تركيبه وخواصه الغشاء البلازمى الداخلى ، ويؤيد ذلك ما وجده أوسترهاوت (١) من أن أيونات الماغنيسيوم غير موجودة اطلاقا بالعصارة الخلوية للطحلب البحرى « ڤالونيا » (٢) ، واستدل من ذلك على عدم نفاذية الغشاء البلازمى الداخلى لأيونات الماغنيسيوم . أما الغشاء البلازمى الخارجى فلابد أن يكون منفذا لهذه الأيونات وإلا ما كان يتم تكوين المادة الكلوروفيلية — التى تدخل عنصر الماغنيسيوم فى تركيبها — بخلايا هذا الطحلب .

---

(١) Osterhout

(٢) Valonia

النفـــاذية[(١)]

١ — نفاذية الجدار الخلوى

يدخل فى تركيب الجدار الخلوى كثير من المركبات الغروية المتصلبة كالمواد البكتينية وغيرها . ولهذه المركبات خاصية امتصاص الماء واستخلاصه وهى الظاهرة المسماه « بالتشرب » (٢) ، مما يجعل الجدر الخلوية تمتص الماء وتسمح بنفاذه خلال مسامها ، إلا أن معدل النفاذ يتوقف كثيرا على تركيبها الكيماوى . فالجدر الخلوية المكونه من مركبات سيليلوزية وبكتينية بحته تنفذ الماء بدرجة كبيرة ، وكذلك الشأن فى الجدر الخلوية التى يدخل اللجنين فى تكوينها ، إذ أن وجود هذه المادة لايكاد يؤثر فى نفاذية الجدار الخلوى .

أما الجدر الخلوية التى يدخل الكيوتين أو السيوبرين بنسبة محسوسة فى تركيبها فإنها تكاد تكون عديمة النفاذية للماء ، أو تعوق نفاذه بدرجة كبيرة .

أما المواد الذائبة فى الماء فإن جزيئاتها ـ إذا استثنينا القليل من هذه المواد ـ تنفذ بسهولة تامة خلال الجدر الخلوية المنفذة للماء .

---

(١) Permeability

(٢) Imbibition — تمتص المواد الغروية المتصلبة (كالجلاتين) أو الأعضاء النباتية المحتوية عليها كميات كبيرة من الماء وتنتفخ نتيجة لذلك ، ويرجع تجمع ماء التشرب تجمعاً سطحياً حول دقائق المادة المتشربة . وتتولد من الزيادة فى حجم المواد أو الأعضاء المنتفخة ضغوط تشربية عالية ، فلو وضعت كمية من الماء مع بعض البذور (البسلة مثلا) داخل اسطوانة معدنية بحيث يعلو البذور ضاغط يحمل ثقلا ، فانه يلاحظ أن البذور المنتفخة تستطيع أن ترفع الضاغط ذا الثقل نتيجة لتشربها الماء . ويلاحظ أيضاً أن عملية التشرب تكون مصحوبة بانبعاث طاقة حرارية كبيرة ، ومصدر هذه الطاقة هو فقد جزيئات الماء المتجمعة لجزء كبير من طاقتها الحركية ، وانتقال هذا الجزء من الطاقة إلى جزيئات أخرى فى الوسط ، فتؤدى زيادة الطاقة الحركية للأخيرة إلى رفع درجة حرارة الوسط . أى أن جزء الطاقة الحركيـة المفقـود يعود فيظهر فى صورة طاقة حرارية . ويمكن استغلال هذه الطاقة والضغوط المتولدة فى بعض النواحى العملية كتحطيم الصخور العاتية عن طريق وضع أسافين خشبية داخل شقوقها ثم صب الماء فوق هذه الأسافين .

٣ — نفاذية الغشاء البروتوبلازمى

يمتص الغشاء البروتوبلازمى الماء بنسبة كبيرة وينفذه بسهولة تامة ، إلا أن هذه النفاذية تكون تحت ظروف خاصة أكثر منها تحت ظروف أخرى .

أما الذائبات ، فبينما نجد أن الغشاء البروتوبلازمى يسمح بنفاذ جزيئات بعضها بسهولة تامة ، نجد أنه يعوق إلى حد محسوس أو يمنع اطلاقا نفاذ جزيئات بعضها الآخر .

وتختلف طبيعة المواد التى ينفذها الغشاء البروتوبلازمى اختلافا كبيراً من الوجهة الكيماوية ، فمنها أملاح غير عضوية ، ومواد كربوايدراتيه كبعض السكريات ، وكحولات كالجلسرين والكحول الاثيلى ، ومركبات أزوتية مختلفة كاليوريا وبعض الأميدات والأحماض الأمينية ، وكذلك بعض الاصباغ . ومن بين هذه المواد ما يقبل الذوبان فى الماء ومنها مالا يقبل الذوبان فيه . وحيث أن الغشاء البلازمى - وهو جزء البروتوبلازم المحدد فعلا لنفاذ المادة أو عدم نفاذها — إنما يتألف من أطوار متباينة ، كما قدمنا ، فمن المحتمل أن تسمح أطواره التى من شأنها أن تمتص الماء — كالأجزاء البروتينية — بنفاذ الذائبات المائية ، بينما تمتص أطواره اللامائية — كالأجزاء الدهنية - مذيبات هذه الأطوار والمركبات التى تذوب فيها .

ولا يسمح الغشاء البروتوبلازمى بنفاذ معظم الذائبات الموجودة بالفجوة العصارية - أو ينفذ بعضها بمعدل بطىء جدا - طالما كان البروتوبلازم حياً وفى حالة طبيعية . أما فى حالة موت البروتوبلازم فإن الغشاء يفقد سيطرته على محتويات الفجوة الخلوية وتنهار نفاذيته ، ومن ثم تنتشر جميع الذائبات الخلوية إلى الخارج (١) .

ويعزى فساد النفاذية وإطلاقها إلى حدوث تغييرات فى الحالة الطبيعية لغرويات المادة البروتوبلازمية فتنخفض درجة انتشارها فى الجزء السائلى من السيتوبلازم ، وتتحد دقائقها مكونة مجموعات مادية غير منتظمة تتخللها ممرات

(١) تتوقف عملية طبخ الأغذية إلى حد كبير على خاصية الخلايا المقتولة التى تسمح بتسرب المواد الموجودة بداخلها ، وهذا ينطبق بنوع خاص على الفواكه والخضراوات فإنها تكون عسرة الهضم قبل تمام نضجها ، لأن عددا كبيرا من خلاياها التى تفلت من التمزق عند المضغ تمر فى القناة الهضمية دون أن تتسرب منها محتوياتها من المواد الغذائية .

تسمح بمرور الماء والذائبات بسهولة ، وتسمى هذه الظاهرة « التجمع أو التكتل » [١] .

ويمكن إحداث تكتل البروتوبلازم بوسائل مختلفة ، كدرجة الحرارة المرتفعة ، والسموم ، وأملاح المعادن الثقيلة ، والأحماض والقلويات ، كما يحدث أيضاً باستخلاص الماء استخلاصاً بالغاً ، غير أن هناك بعضاً من نباتات معراة البذور كبعض الحزازيات والسرخسيات ، وكذلك بعض الأعضاء النباتية كالبذور ، تتحمل أنسجتها الجفاف دون أن تفقد حيويتها .

وتتوقف نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للماء وكذلك للذائبات إلى حد كبير على بعض العوامل الملابسة ، نلخص أهمها فيما يلى :

(١) الضوء

تزداد نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للماء وكذلك لأيونات أو جزيئات المواد الذائبة فيه فى الضوء وتنقص فى الظلام .

فقد لاحظ « ليبيشكن » [٢] (١٩٠٨) أن نفاذية بروتوبلازم خلايا قواعد (وسائد) [٣] أوراق البقوليات تزيد عند تعرضها للضوء وتنقص فى الظلام ، وأن زيادة النفاذية تنتج نقصا فى حجم الخلايا ، بينما يسبب انخفاض النفاذية ضغطا امتلائياً زائداً بها وزيادة فى حجمها . ولاحظ أيضا (١٩٣٠) أن معدل تراكم إحدى الصبغات فى العصير الخلوى لأوراق الإلوديا ينخفض انخفاضا تدريجيا كلما نقصت كمية الطاقة الضوئية

وأوضح « تريندلى » [٤] (١٩٠٩ — ١٩١٨) أن معدل نفاذ أيونات ملح الطعام خلال الغشاء البروتوبلازمى لخلايا أوراق بعض النباتات ، كالصفصاف والتيليا [٥] يزيد فى جو مشمس عنه فى جو غائم ، وأنه إذا حفظت الأوراق فى نفس الدرجة الحرارية فإن معدل تسرب كلوريد الصوديوم إلى داخل الخلية يزيد بزيادة الضوء حتى قوة اضاءة قصوى ، تختلف قيمتها باختلاف نوع النبات .

---

(١) Coagulation
(٢) Lepeschkin
(٣) Pulvini
(٤) Tröndle
(٥) *Salix babylonica* & *Tilia europaea*

وأثبت « هوجلاند وداڤيس » (١) (١٩٢٣) أن كمية الذائبات المائية التى يمتصها الطحلب « نايتيلا » (٢) من الوسط المائى الذى يعيش فيه تزيد زيادة واضحة فى الضوء عنها فى الظلام ، واعتبرا الضوء ، فى هذه الحالة ، ذا أهمية أساسية كمصدر للطاقة فى عملية الامتصاص .

وأبان « هندرسون » (٣) (١٩٢٦) أن معدل فقد الماء من خلايا النسيج الميزوفيللى لأوراق بعض النباتات المنزوعة بشرتها — لتفادى تحكم الثغور فى اتصال الجو الداخلى للورقة بالجو الخارجى المحيط بها — يزيد فى الضوء عنه فى الظلام ، مع ملاحظة أن هذا التأثير لا يرجع لفعل الاشعاعات الحرارية التى تصحب الحزمة الضوئية ، لأنه أمكن حجبها عن الوصول إلى النسيج بواسطة ستار مائى .

وتؤثر أشعات الطيف المختلفة ذوات قوى الأضاءة المتساوية تأثيراً مختلفاً على نفاذية الغشاء البروتوبلازمى ، فالضوء الأزرق البنفسجى الذى يبلغ طول موجته من ٣٢٠ — ٤٢٠ ميلليميكرون (٤) ، هو أشد الأضواء أثراً فى زيادة النفاذية ، بينما الضوء الأحمر هو أقلها .

(٢) درجة الحرارة

تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للماء بتغير درجات الحرارة المناسبة ، فتزداد النفاذية بارتفاعها ، وتنقص بانخفاضها .

وترجع هذه الزيادة فى النفاذية إلى زيادة الطاقة الحركية للجزيئات المائية المنتشرة من جهة ، وإلى تغير خواص البروتوبلازم من جهة أخرى . ففى الدرجات الحرارية المرتفعة تتناقص خثورة (٥) البروتوبلازم وبذلك يسهل نفاذ الماء خلاله ، والعكس صحيح عند انخفاض درجة الحرارة .

ويزداد أيضا معدل نفاذ المواد الذائبة فى الماء خلال الغشاء البروتوبلازمى كلما

---

(١) Hoagland & Davis (٢) Nitella

(٣) Henderson

(٤) الميكرون (μ) يساوى $\frac{١}{١٠٠٠}$ من المليمتر . والملليميكرون (m μ) يساوى $\frac{١}{١٠٠٠}$ من الميكرون .

(٥) Viscosity — خثورة السائل هى مقاومته لأن يسيل .

ارتفعت درجة الحرارة ، فى مجال حرارى مناسب ، يثبت بعد تجاوزه معدل نفاذ الذائبات ، أو يتغير (زيادة أو خفضاً) تغيراً طفيفاً ، ويختلف مدى هذا المجال المناسب باختلاف نوع النباتات المختبرة أنسجتها ، وباختلاف طبيعة المواد الذائبة .

على أنه إذا جاوزت درجت الحرارة حداً معيناً ، تتأثر عند بلوغه حيوية الخلايا النباتية ، فإن معدل نفاذ الماء وكذلك الذائبات يزداد فجأة زيادة كبيرة ، وتكون الزيادة فى هذه الحالة غير عكسية ، أى لاتعود النفاذية للحالة الطبيعية إذا ماخفضت درجة الحرارة . وتسمى هذه الدرجة التى يهلك عند بلوغها بروتوبلازم الخلايا الحية وتصبح نفاذيته مطلقة « الدرجة الحرارية المميتة » (١) وهى تقع عادة بين ٤٠°، ٦٠°م .

ويمكن مشاهدة هذا التأثير بوضوح بتسخين أقراص من جذر البنجر الغض المحتوية خلاياه على صبغة « الانثوسيانين » (٢) الحمراء فى أنبوبة اختبار بها ماء ، إذ بمجرد تجاوز درجة ٤٠°م . تقريباً تنتشر الصبغة الحمراء الذائبة فى العصير الخلوى والتى لايسمح الغشاء البروتوبلازمى الحى بنفاذها ، انتشاراً سريعاً إلى الخارج ، كما يتبين من اصطباغ الماء باللون الأحمر .

ويرجع إطلاق نفاذية الغشاء البروتوبلامى تحت تأثير الدرجات الحرارية المرتفعة إلى تجمع غرويات المادة البروتوبلازمية تجمعا غير عكسى ، كما قدمنا .

وللدرجات الحرارية المنخفضة ، التى تسبب تكوين الثلج بالأنسجة النباتية ، مثل ما للدرجات الحرارية المرتفعة من تأثير فى نفاذية الغشاء البروتوبلازمى ، أى أنها تسبب زيادتها زيادة كبيرة غير عكسية . فإذا وضعت أقراص من جذر البنجر فى مخلوط مبرد من الثلج والملح ، ثم نقلت بعد ساعات قليلة إلى وسط مائى درجة حرارته عادية ، فإنه يلاحظ انسياب العصارة الخلوية الحمراء إلى الخارج .

وقد كان يعزى انسياب عصير الخلايا النباتية المبردة إلى أن الماء المتجمد يسبب ، عند تمدده ، تمزيق الجدر الخلوية . إلا أن الفحص المجهرى الدقيق أثبت خطأ هذه النظرية ، لأنه لوحظ بقاء الجدر الخلوية سليمة بعد قتل الخلايا بالتبريد . وانما يعزى موت تلك الخلايا المبردة إلى حدوث تغييرات فى طبيعة الغشاء البروتوبلازمى ،

---

(١) Lethal temperature　(٢) Anthocyan pigment

أساسها تجمع جزيئاته . وهذا التجمع هو نتيجة تكوين الثلج فى المسافات البينية ، واستخلاص الماء من الخلايا ، فيزيد تركيز العصير الخلوى كثيراً ، بينما يفقد البروتوبلازم ماءه تدريجياً ، فتتجمع أطواره الغروية تجمعاً غير عكسى بحيث لا تعود لحالتها الطبيعية بعد الذوبان . أى أن السبب فى موت الخلايا ليس هو تأثر البروتوبلازم المباشر بالبرودة ، وانما هو زيادة تركيز العصير الخلوى وكذلك جفاف البروتوبلازم نتيجة لتجمد الماء .

(٣) الأس الايدروجينى

تحمل دقائق الأطوار المادية المعلقة بالسيتوبلازم والمكونة للأغشية البلازمية شحنات كهربائية تجعلها متنافرة ، وبذلك تظل هذه الدقائق معلقة فى الوسط السائلى المنتشرة به ، أى أن ثبات المادة السيتوبلازمية إنما يعزى إلى وجود هذه الشحنات على دقائقها . لذلك تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تأثراً واضحاً بتغير تركيز الأيون الايدروجينى فى العصارة الخلوية أو فى المحلول المبلل للجدار الخلوى ، لأن هذا التغيير يؤثر فى الحالة الطبيعية للأطوار المادية (كالبروتينات) فى الأغشية البلازمية عن طريق تعادل شحنات دقائقها الكهربائية تعادلا — كليا أو جزئيا — يؤدى إلى ميل تلك الدقائق للتجمع والتكتل ، فتزداد تبعاً لذلك نفاذية الغشاء البروتوبلازمى . وتكون الزيادة عكسية إذا لم تتغير قيمة الأس الايدروجينى للأوساط المتصلة بالبروتوبلازم تغيرا كبيرا ، وإلا فإن النفاذية تزداد زيادة كبيرة غير عكسية وتؤثر تأثيرا ضاراً بحيوية البروتوبلازم .

فمثلا تنساب العصارة الخلوية الحمراء من أقراص جذر البنجر عند وضعها فى محلول « $\frac{1}{١٠}$ أساسى » من حامض الكلوردريك أو من الصودا الكاوية [١] .

كذلك قد تتغير نفاذية الغشاء البروتوبلازمى إذا ما تغير تركيز الأيون الايدروجينى بالعصير الخلوى نتيجة لما يحدث داخل الخلية نفسها من عمليات التحول الغذائى . ففى عملية البناء الضوئى (التمثيل الكربونى) يتحول حامض

---

(١) تفقد صبغة الأنثوسيانين لونها فى المحاليل القلوية ، فلا يصطبغ الوسط الخارجى باللون الأحمر ، وإنما يتلون بلون أصفر نتيجة لتسرب جزيئات المركبات الفلاڤونية الذائبة فى العصير الخلوى ، والتى لا ينفذها الغشاء البروتوبلازمى فى الحالة الطبيعية عند غمس الأقراص فى الماء النقى .

الكربونيك إلى مادة متعادلة، بينما يتكون هذا الحامض، وربما مواد حمضية أخرى، أثناء عملية التنفس .

(٤) المركبات السامة

تؤثر المخدرات (١) كالكلوروفورم والاثير والألدهيدات وكذلك البنزين والكحولات وبعض الزيوت الطيارة وغيرها في نفاذية الغشاء البروتوبلازمي . ويتوقف مدى هذا التأثير على درجة تركيزها ، فإن وجدت في بيئة الخلية النباتية بتركيزات ضئيلة فإنها تقلل عادة من نفاذية الأغشيـــية البروتوبلازمية ، ويكون تأثيرها في هذه الحالة عكسيا ، أي تعود النفاذية للحالة الطبيعية متى استبعدت تلك المركبات من بيئة الخلية .

أما إذا وجدت تلك المركبات بتركيزات أعلى نسبيا ، فإن خفض النفاذية يكون وقتياً فقط ، ومتبوعا بزيادة عاجلة في النفاذية قد تطارد حتى تؤدي إلى موت الخلية ، ويتوقف ذلك على درجة تركيز المادة ومدى تعرض الخلية له . والتأثير الخفضي الابتدائي للمركبات السامة على النفاذية يكون عكسياً ، أما التأثير الازديادي الثانوي فيكون عادة غير عكسي .

ومن التجارب العملية التي توضح تأثير مثل هذه المواد ماوجده أو سترهاوت (١٩١٣) من أن نفاذية خلايا الطحلب البحري « لاميناريا » (٢) قد انخفضت عند وضعها في محلول اثيري تركيزه ١ ٪ ، بينما قد ازدادت نفاذية تلك الخلايا ، بعد انخفاض مبدئي ، عند وضعها في محلول أثيري تركيزه ٣ ٪ ، وأعقب ذلك موت هذه الخلايا .

ويلاحظ كذلك انسياب العصارة الحمراء من أنسجة جذر البنجر إذا ماعرضت لبخار الأثير أو الكلوروفورم .

وقد يحدث أن تتراكم بعض منتجات التحول الغذائي السامة داخل الخلايا النباتية المسنة تراكما يسبب زيادة النفاذية زيادة مطلقة تضر بحيوية الخلايا وتفضي إلى موتها ، ولعل ما يتطرق من فساد إلى أنسجة بعض الفواكه المختزنة كالتفاح

Laminaria (٢)   Anaesthetics (١)

والكمثرى ، إنما يرجع إلى تجمع الأستالدهيد وغيره من منتجات التحول الغذائي الضارة في أنسجة تلك الفواكه .

وقد يفسر تأثير المركبات السامة في نفاذية الغشاء البروتوبلازمي بأن مثل هذه المواد - إلى جانب فعلها كمذيبات لبعض أطوار السيتوبلازم - تعمل على خفض التوتر البيني بين السيتوبلازم والمحلول المنغمسة فيه الخلية ، وقد يؤدي ذلك إلى إحداث تغييرات في الأغشيـــة البلازمية يكون من طبيعتها أن تؤثر في خواصها الفسيولوجية .

٥ — الذائبات

تتأثر نفاذية الغشاء البروتوبلازمي بالتركيب الأيوني للمحاليل التي قد تحيط بالخلية النباتية ، إذ أن الأيونات - بالإضافة إلى احتمال تأثيرها على قيمة شحنات دقائق الأطوار البروتوبلازمية - قد تؤثر على علاقة هذه الأطوار بعضها مع بعض تأثيراً يؤدي إلى تغيير بعض خواص الأغشية البلازمية . فمن الملاحظ أنه قد يكون لأملاح الصوديوم (أو البوتاسيوم) تأثير على بعض أنواع المحاليل الغروية (المشابهة لمعقد السيتوبلازم الغروي) يغاير تأثير أملاح الكالسيوم على نفس هذه المحاليل ، فلو خلط الزيت مع الماء وأحد أملاح الصوديوم ، فإنه يتكون مستحلب ثابت « للزيت في الماء » . بينما يتكون مستحلب ثابت (للماء في الزيت) إذا استبدل بملح الصوديوم أحد أملاح الكالسيوم .

أما أن مثل هذه الانعكاسات في الأطوار (١) تحدث على وجه فعال في الأغشية البلازمية إذا ما تبدل الاتزان بين الايونات الأحادية والثنائية الذرية في بيئة الخلية النباتية فأمر لا يوجد أي دليل مباشر عليه، وإن ذهب بعض العلماء إلى القول باحتمال حدوثه.

وقد دلت التجارب التي أجريت على أنسجة الطحلب البحري « لا ميناريا » (أوسترهاوت - ١٩٢٢) لتقدير نفاذيتها بطريقة التوصيـــيل الكهربائي (١)

---

(١) Phase-reversals

(٢) تقدر النفاذية بقياس التوصيل الكهربائي لأسطوانات أو أقراص متراصة من النسيج النباتي . وكلما كان التوصيل الكهربائي أعظم ، كانت النفاذية أكبر . وحيث أن توصيل النسيج إنما يرجع إلى حركة الأيونات خلاله ، فإن هذه الطريقة تقاس بها النفاذية بالنسبة للذائبات الكهربائية (electrolytes) فقط .

تحت تأثير محاليل أيونية مختلفة ، على أنه إذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات (١) أحد العناصر أحادية الذرية (الليثيوم - الصوديوم - البوتاسيوم - الأمونيوم - السيزيوم - الروبيديوم) فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تزداد تدريجيا بغض النظر - فيما يظهر - عن الانيون (٢) المتحد بها ، وقد تفضى هذه الزيادة إلى موت الخلايا إذا استطالت مدة بقائها فى المحلول .

أما إذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات أحد العناصر ثنائية أو ثلاثية الذرية (الكالسيوم - الباريوم - السترانشيوم - الماغنيسيوم - الحديدوز - اللانثانم - الحديديك - الألومينيوم) فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تنخفض انخفاضا مبدئيا يكون متبوعا بزيادتها . ويتحقق حدوث الانخفاض الابتدائى فى النفاذية عند ما تكون الكاتيونات متحدة بأنيونات أحادية الذرية . أما عند اتحادها بأنيونات ذوات ذرية أعلى فقد يتضاءل هذا الأثر الابتدائى أو يتلاشى نهائياً . وقد تفضى الزيادة فى النفاذية أيضاً إلى موت الخلايا إذا طال مكثها فى المحلول .

كما دل البحث الذى أجرى لاختبار تأثير عدد من الأملاح - التى يدخل فى تركيبها كاتيون مشترك وأنيونات مختلفة - فى نفاذية أنسجة نفس الطحلب وبالطريقة ذاتها ، على أن هذه الأملاح جميعها تسبب زيادة النفاذية ، وأن تأثير الأنيونات العديدة الذرية أوضح من تأثير الأنيونات الأحادية الذرية .

على أنه إذا أحيطت أى خلية نباتية بمحلول يحتوى على خليط من كاتيونات عنصرين أو عدة عناصر مختلفة الذرية ، فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى لا تكاد تتغير تغيراً محسوساً تحت هذه الظروف . فإذا غمست بعض أقراص جذر البنجر الغض فى محلول ناقص الأزموزية (٣) من كلوريد الصوديوم النقى ، فإن الصبغة الحمراء تنتشر تدريجياً إلى المحلول الخارجى ، مما يدل على أن كاتيونات عنصر الصوديوم قد سببت زيادة النفاذية . أما إذا أضيف لمحلول كلوريد الصوديوم ، قبل وضع الأقراص فيه ، كمية قليلة من كلوريد الكالسيوم ، فإن انتشار الصبغة الحمراء

---

(١) Cations   (٢) Anion

(٣) المحلول الناقص الأزموزية هو المحلول الذى يقل ضغطه الأزموزى عن الضغط الأزموزى لعصير الخلية .

إلى الخارج يحدث بدرجة أقل . يتضح إذن أن وجود كاتيونات الكالسيوم قد أبطل بطريقة ما الأثر العادى لكاتيونات الصوديوم فى النفاذية . ويقال لمثل هذا التأثير لإحدى الأيونات على غيرها « التضاد » (١) .

ومنذ أكثر من ربع قرن أوضح أوسترهاوت هذه الظاهرة بين أملاح المعادن الأحادية والثنائية الذرية عن طريق تقدير درجة التوصيل الكهربائى لأنسجة «اللاميناريا» فى محاليل ملحية مختلفة . فنى ماء البحر كانت درجة التوصيل منخفضة ، ولكنها ازدادت زيادة بالغة بعد نقل الطحلب إلى محلول من كلوريد الصوديوم النقى سوىّ الأزموزية بالنسبة لماء البحر ، أى أن نفاذية الخلايا للأيونات قد زادت كثيراً . وازدادت كذلك درجة التوصيل الكهربائى عند نقل الطحلب إلى محلول سوىّ الأزموزية من كلوريد الكالسيوم ، ولكن بعد انخفاض مبدئى . أما عند نقل الطحلب من ماء البحر إلى محلول سوىّ الأزموزية لخليط من كلوريد الصوديوم وقليل من كلوريد الكالسيوم ، فإن درجة التوصيل لم تتغير تغيراً محسوساً .

وتتوقف درجة التضاد بين كاتيونات العناصر على الفرق بين ذريتها ، فهذه الظاهرة تكون أكثر وضوحا بين العناصر أحادية وثلاثية الذرية منها بين العناصر أحادية الذرية وثنائيتها .

والخلاصة أنه يلزم أن يكون هناك اتزان مناسب بين الأيونات المختلفة (الأنيونات وكذلك الكاتيونات) الذائبة فى المحاليل المحيطة بالخلايا النباتية لكى تحتفظ هذه بالنفاذية الطبيعية المنخفضة نسبياً . ويطلق على مثل هذه المحاليل المحتوية على خليط من العناصر التى يضاد بعضها بعضا « المحاليل المتزنة (٢) » ومن أمثلة المحاليل المتزنة الطبيعية ماء التربة وماء البحر .

Balanced solutions (٢) Antagonism (١)

الانتشار

هو حركة جزيئات المادة بفعل طاقتها الحركية محاولة أن تتوزع توزيعاً منتظما في الحيز الذى تشغله ، بحيث يصبح عدد الجزيئات بوحدة الحجوم ثابتا فى جميع أنحاء الحيز . وتوصف هذه الحالة بالنسبة للمادة المنتشرة « بحالة الاتزان » (١)

ويمكن مشاهدة ظاهرة الانتشار بوضع بلورة من كبريتات النحاس أو أى ذائب ملون فى قاع مخبار زجاجى ممتلىء بالماء ، ويمكن تتبع انتشار الجزيئات بملاحظة التغير البطىء فى لون الماء حتى ينتظم توزيع اللون فى جميع طبقات الماء بالمخبار .

ويطلق على هذا النوع من الانتشار المتوقف على الطاقة الحركية لجزيئات المادة والناتج من اختلاف التركيز فقط اسم « الانتشار البسيط » (٢) تمييزا له عن أنواع أخرى معقدة من ظواهر الانتشار تؤثر فيها أنواع أخرى من القوى .

ويجب ملاحظة التفرقة أيضا بين ظواهر الانتشار و « الحركات الكتلية » (٣) إذ أن الوحدات المتحركة فى الحالة الأخيرة ليست جزيئات فردية ولكنها مجموعات هائلة من الجزيئات ، كحركة الرياح والتيارات الهوائية وهبوط الطبقات الغازية الثقيلة وصعود الخفيفة منها (تبعا لاختلاف كثافتها) ، وما يشابهها من الظواهر فى حالة السوائل .

وإذا وضعت عدة مواد فى حيز واحد انتشرت جزيئات أى مادة منها انتشارا مستقلا عن جزيئات المواد الأخرى ، بمعنى أنها تنتشر كما لو كانت المواد الأخرى غير موجودة (بغض النظر عما قد يسببه وجود جزيئات المواد الأخرى من خفض معدل حركتها) . ففى حالة المحاليل مثلا تنتشر جزيئات الذائب انتشارا مستقلا عن انتشار جزيئات المذيب ، ويتوقف الاتجاه الذى تنتشر فيه جزيئات الذائب على فرق تركيز الذائب ذاته بغض النظر عن معدل أو اتجاه انتشار ذائبات أخرى فى نفس المحلول . وإذا كان الذائب متأينا فى المحلول ، كما هو الحال فى « الذائبات الكهربائية » (٤) ، فإن كل أيون ينتشر انتشاراً مستقلا عن انتشار الأيون الآخر ،

---

(١) State of equilibrium
(٢) Simple diffusion
(٣) Mass movements
(٤) Electrolytes

بفرض تعادل شحناتهما السالبة والموجبة ببعض أيونات أخرى منتشرة .

ويتأثر معدل انتشار المادة بالعوامل التالية :

(١) حجم وكتلة دقائق المادة

تنتشر الجزيئات أو الأيونات الصغيرة بمعدل أسرع من الكبيرة ، فمثلا تنتشر أيونات الايدروجين بمعدل يبلغ أربعة أضعاف معدل انتشار الأكسجين ، وحوالى خمسة أضعاف معدل انتشار ثانى اكسيد الكربون (١) ، وعدة أضعاف معدل انتشار جزيئات الجلوكوز . وكذلك تنتشر الأيونات الأكثر تشبعاً أبطأ من الأيونات الأقل تشبعاً نظراً لأن اتحاد ماء التشبع بجزىء أو أيون من شأنه أن يزيد من حجمه . ولكتلة الدقيقة أثر فى معدل انتشارها ، فاذا تساوت دقيقتان فى الحجم واختلفتا فى الوزن فإن أثقلهما تكون أبطأ انتشاراً .

(٢) درجة الحرارة

يزيد معدل الانتشار بارتفاع درجة الحرارة ، ويرجع ذلك - إلى حد ما على الأقل - إلى زيادة الطاقة الحركية لجزيئات المادة المنتشرة .

ويتراوح المعامل الحرارى (٢) للانتشار بين ١٫٢ و ١٫٣ .

(٣) تركيز المادة

يتوقف معدل انتشار المادة على الفرق بين تركيزها فى منطقتين مختلفتين ، وتنتشر الدقائق المادية من منطقة يكون تركيز المادة بها عاليا إلى منطقة أخرى يكون تركيزها بها أقل بمعدل أسرع من العكس . كما يتأثر هذا المعدل بالمسافة التى تنتقلها الدقائق المنتشرة من منطقة إلى أخرى ، أى أنه يتناسب مع الفرق بين التركيز عند منطقتى

---

(١) يتناسب معدل انتشار الغازات المختلفة تناسبا عكسيا مع الجذر التربيعى لكثافاتها النسبية . ويقصد بالكثافة النسبية وزن حجم معين من الغاز بالنسبة لوزن نفس الحجم من الايدروجين أو هى النسبة بين الوزن الجزيئى للغاز والوزن الجزيئى للايدروجين « ٢ » ، فالكثافة النسبية للأكسجين مثلا هى ١٦ ولغاز ثانى اكسيد الكربون ٢٢ ، فيتناسب معدل انتشار الاكسجين مع $\frac{١}{\sqrt{١٦}}$ ، ومعدل انتشار ثانى اكسيد الكربون مع $\frac{١}{\sqrt{٢٢}}$.

(٢) المعامل الحرارى Temperature-coefficient لأى عملية — طبيعية أو كيماوية أو فسيولوجية — هو عدد المرات التى يزيدها معدل العملية لكل ارتفاع فى درجة الحرارة قدره ١٠°م .

إرسال واستقبال الدقائق المنتشرة مقسوما على طول المسافة التى بينهما .

(٤) علاقة المادة المنتشرة بوسط الانتشار

تزداد سرعة انتشار الذائب خلال السائل كلما كان الذائب أكثر قابلية للذوبان فيه ، ويمكن تفسير ذلك بأنه من الواضح أن فرق تركيز الذائب بمناطق السائل المختلفة يكون أعلى ، متى كان الذائب شديد الذوبان فى السائل ، مما لو كان يذوب فيه ببطء فقط .

الانتشار خلال الأغشية

يوصف الغشاء بأنه « منفذ » (١) للمادة إذا سمح لجزيئاتها بالانتشار خلال مسامه ، وبأنه « غير منفذ » (٢) إذا لم يسمح لها بذلك . أما إذا سمح لجزيئات المذيب ولم يسمح لجزيئات الذائب بالنفاذ فيوصف بأنه « شبه منفذ » (٣) .

وقد يكون الغشاء منفذاً لمادة وغير منفذ لمادة أو لمواد أخرى ، ولذلك فإنه من الخطأ وصف الغشاء بأنه منفذ أو غير منفذ دون أن يقترن هذا الوصف بذكر المادة التى ينفذها أو لا ينفذها .

والأغشية نوعان :

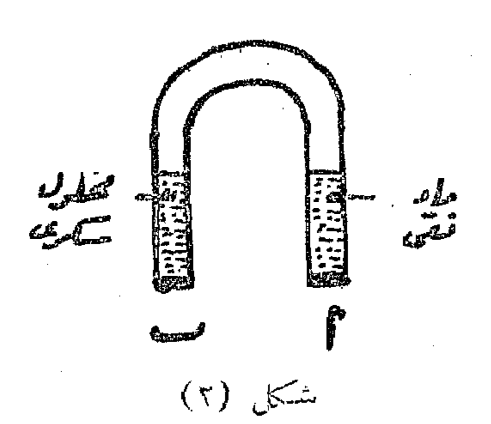
(١) طبيعية — كأغشية الخلية النباتية والمثانة الحيوانية .

(٢) صناعية — كورق البارشمنت والسيلوفين والكلوديون .

وقد تكون الأغشية « صلبة » كالجدار الخلوى والأغشية الصناعية المذكورة . أو تكون « سائلة » كالغشاء البروتوبلازمى والطبقات السائلية التى تفصل سائلا عن محلول يكون المذيب فيه هو نفس هذا السائل أو عن سائل آخر يقبل الامتزاج به . فإذا وضع فى أنبوبة اختبار ثلاث طبقات متتابعة من الكلوروفورم والماء والأثير ثم أحكم غلق الأنبوبة ، فيلاحظ انتشار جزيئات الأثير خلال الطبقة المائية التى ترتفع تدريجياً إلى أعلى بمضى الوقت ، أو تكون الأغشية « غازية » كما

---

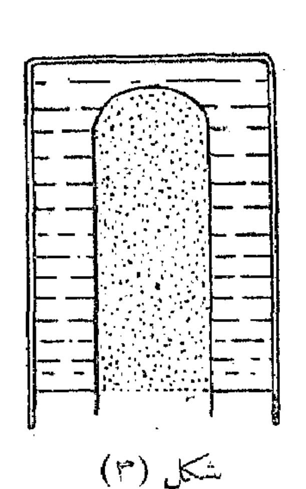
(١) Permeable
(٢) Impermeable
(٣) Semi-permeable



شكل (٢)

يحدث فى حالة ملء أحد ذراعى (ا) أنبوبة زجاجية كالموضحة بشكل (٢) بحجم مناسب من الماء النقى . وملء ذراعها الآخر (ب) بحجم مماثل من محلول سكرى . ففى هذه الحالة تعمل الطبقة الهوائية التى تعلو السائلين كغشاء منفذ للماء (على صورة بخار) فقط ، وغير منفذ لجزيئات السكر . وتظل جزيئات بخار الماء تنتشر من ا إلى ب حيث يتزايد حجم المحلول تدريجيا إلى أن ينتقل الماء جميعه إلى هذا المحلول .

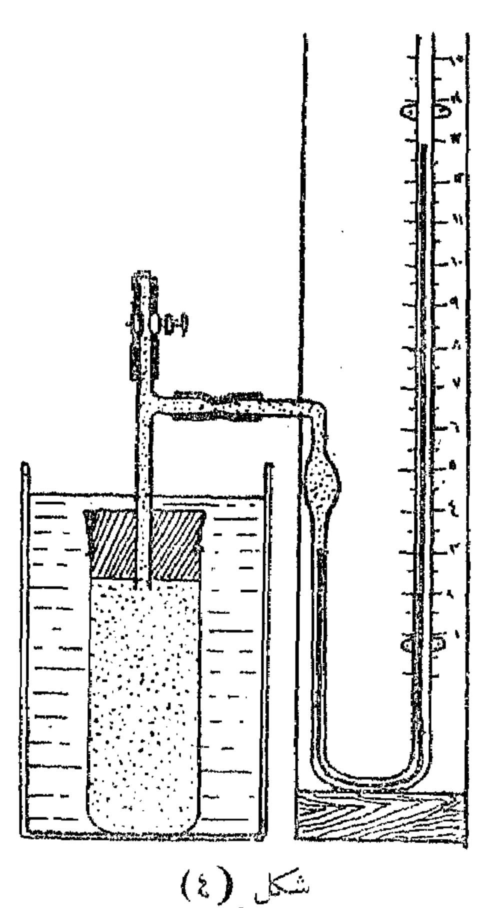
وإذا فصلت مادة عن غيرها من المواد بغشاء يسمح لجزيئات هذه المادة وحدها أو لجزيئات المواد الأخرى أيضا بالانتشار خلال مسامه فإن معدل انتشار هذه المادة أو المواد يختلف باختلاف درجة نفاذية هذا الغشاء لها ، وسواء كان هذا المعدل مرتفعا أو منخفضا ، فلا بد من الوصول آخر الأمر إلى حالة الاتزان التى كان من الممكن بلوغها فى مدة أقصر لو لم يكن الغشاء موجودا


شكل (٣)

فإذا ملىء كيس غشائى بمحلول سكرى تركيزه ١٠ ./. وغمس هذا الكيس داخل وعاء به محلول سكرى تركيزه ٥ ./. شكل (٣) ، فعلى فرض أن الكيس الغشائى منفذ للماء والسكر فإن جزيئات كل منهما تنتشر مستقلة عن الأخرى . ويكون معدل انتشار جزيئات السكر من داخل الكيس إلى خارجه أسرع من معدل انتشارها من خارج الكيس إلى داخله . ويترتب على ذلك خفض تركيز السكر فى الداخل ورفع تركيزه فى الخارج ، فيتضاءل الفرق بين التركيزين تدريجياً إلى أن يتساوى تركيز السكر على جانبى الكيس الغشائى .

أما بالنسبة للماء فتكون النتيجة لحركة جزيئاته المنتشرة انتقال الماء تدريجياً من خارج الكيس إلى داخله أى خفض تركيز الماء فى الخارج ورفع تركيزه فى الداخل . وتكون النتيجة النهائية تساوى تركيز الماء والسكر على جانبى الكيس الغشائى ، وذلك عند بلوغ حالة الاتزان .

وغنى عن الذكر أن بلوغ حالة الاتزان يقتضى وقتا أطول مما لو سمح للمحلولين بأن يتصل أحدهما بالآخر اتصالا مباشرا دون أن يفصلهما كيس غشائى .



شكل (٤)

أما إذا سدت فوهة الكيس الغشائى المحتوى على المحلول السكرى سدا محكما بربطها حول سداد من المطاط تخترقه أنبوبة مانومترية بها زئبق ، وغمس هذا الكيس فى وعاء به ماء نقى شكل (٤) . وعلى فرض أن الكيس الغشائى عديم المرونة وشبه منفذ حقيقى بالنسبة للمحلول السكرى ، فإن جزيئات السكر تظل حبيسة داخل الكيس لأن مسامه لا تسمح بنفاذها ، ويكون الانتشار قاصرا على جزيئات الماء التى تتحرك بطلاقة ويكون معدل انتقالها من خارج الكيس إلى داخله أسرع من العكس . ويترتب على ذلك زيادة حجم المحلول بالداخل فيرتفع الزئبق فى الأنبوبة المانومترية . وتسبب هذه الزيادة ضغطاً على المحلول ذاته داخل الكيس ، وبالتالى على سطح الكيس الداخلى الملاصق للمحلول .

ويستمر انتقال الماء إلى داخل الكيس إلى أن يتساوى وزن عمود الزئبق ، أى ضغطه ، مع القوة الدافعة لدخول الماء فى الكيس ، أى عند بلوغ حالة الاتزان ، وعندها يثبت سطح الزئبق فى الانبوبة المانومترية .

يقال للقوة التى تجذب الماء إلى داخل الكيس « القوة الأزموزية » (١) لمحلول السكر وهى تتناسب تناسباً طرديا مع درجة تركيز السكر المذاب .

كما يقال للضغط الأقصى الواقع على سطح الغشاء الملاصق للمحلول ، عند بلوغ حالة الاتزان ، « الضغط الأزموزى » (٢) .

على أنه إذا وضع ثقل مناسب فوق نهاية الزئبق فى الساق المانومترية الطليقة

---

(١) Osmotic force

(٢) Osmotic pressure

عند بدء غمس الكيس الغشائى فى الماء النقى ، فإنه يمكن منع الماء من الانتقال إلى داخل الكيس متى كان ضغط الثقل معادلا للضغط الأزموزى لمحلول السكر .

وعلى ذلك فالضغط الأزموزى لأى محلول هو أقصى ضغط يمكن أن ينشأ فى المحلول عند فصله عن الماء النقى بغشاء عديم المرونة منفذ للماء فقط ، وهو يعادل الضغط اللازم تسليطه على المحلول لمنع زيادة حجمه نتيجة لانتقال الماء إليه .

ويطلق على انتشار السائل خلال غشاء نحو محلول يكون المذيب فيه هو نفس هذا السائل أو نحو سائل آخر يقبل الامتزاج به « الخاصية الأزموزية » (١)

أما حركة الذائبات خلال الأغشية فإنها عملية انتشار ، وقد يكون انتشارا بسيطا أو معقداً بفعل عدة عوامل لاعلاقة لها بظاهرة الانتشار البسيط .

أما على فرض أن الكيس الغشائى السابق منفذ للمحلول السكرى ، فإن جزيئات السكر تنتشر تدريجيا من داخل الكيس إلى خارجه ، محاولة جعل تركيزها متساويا فى الوسطين . أما جزيئات الماء فإنها تنتشر من خارج الكيس إلى داخله (أزموزية نحو الداخل) (٢) بمعدل أسرع من العكس (أزموزية نحو الخارج) (٣) .

وحيث أن جزيئات الماء تنتشر بصفة عامة خلال أى غشاء بمعدل يفوق معدل انتشار جزيئات المواد الذائبة فيه ، فإنه يترتب على ذلك زيادة حجم المحلول داخل الكيس وارتفاع الزئبق فى الأنبوبة المانومترية ، قبل أن يتساوى تركيز السكر فى الداخل والخارج . إلا أن هذه الزيادة مؤقتة وتتناقص تدريجيا كلما انتقلت جزيئات السكر للخارج ، حتى إذا ماتساوى تركيزها فى الوسطين تلاشت الزيادة الطارئة فى حجم المحلول وانخفض سطح الزئبق فى الانبوبة إلى وضعه الابتدائى ، ويكون ذلك عند حالة الاتزان ، أى تساوى تركيز كل من الذائب والمذيب على جانبى الكيس الغشائى .

تقدير الضغوط الأزموزية

العامل الأساسى فى تحديد قيمة الضغط الأزموزى هو عدد الدقائق المادية

---

(١) Osmosis
(٢) Endosmosis
(٣) Exosmosis

(سواء كانت أيونات أو جزيئات أو مجموعات جزيئية) الموجودة فى وحدة الحجوم من المحلول . فقد وجد بالتجربة أن الضغوط الأزموزية لمحاليل من سكر القصب تركيزها ١ ، ٢ ، ٤ ، ٦ ٪ هى ٥٤ ، ١٠٢ ، ٢٠٨ ، ٣٠٨ (سم من الزئبق) على الترتيب

وكما أنه فى حالة الغازات تحتوى الحجوم المتساوية منها — فى درجات الحرارة وتحت الضغوط المتشابهة — على عدد متساو من الجزيئات وتسبب تبعاً لذلك ضغوطا متساوية (١)، إذ يشغل الوزن الجزيئى لأى غاز (فى درجة الصفر المئوى وتحت الضغط الجوى وهو المساوى لضغط ٧٦ سم من الزئبق) حيزا قدره ٢٢٫٤ لترا ، وإذا ضغط هذا الغاز حتى أصبح حجمه لترا واحدا فإنه يحدث ضغطا قدره ٢٢٫٤ ضغطاً جوياً (٢).

فكذلك إذا أذيب الوزن الجزيئى (بالجرامات) لأى ذائب غير متجزىء فى لتر من الماء فإنه يحدث ضغطاً أزموزياً يقرب من ٢٢٫٤ ض ج عند درجة الصفر المئوى ، ويكون الضغط الأزموزى لمحلول ١ و . ج . مثلا من أى ذائب غير متجزىء ، كسكر القصب ، مساوياً ٢٫٢ ض ج تقريبا عند درجة الصفر المئوى . وتبعا لذلك فإن الضغوط الأزموزية المتساوية لمحاليل الذائبات غير المتجزئة تدل على تساوى تركيز جزيئات الذائب فى كل منها .

أما الذائبات الكهربائية ، وهى التى تتأين فى المحاليل ، فإنها تحدث ضغوطا أزموزية أعلى مما تحدثه الذائبات غير المتجزئة ، وتتوقف قيمة ضغوطها على درجة تجزئتها . فمثلا درجة التجزئة فى محلول جزيئى من كلوريد الصوديوم تبلغ حوالى ٧٥ ٪ ، بمعنى أن ٧٥ جزيئا من كل مائة جزىء من ص كل قد تجزأت فى المحلول إلى أيونات ، وعلى ذلك فإن ما يوجد فى هذا المحلول من الدقائق (الأيونات والجزيئات) يبلغ ١٫٧٥ ضعفاً مما يوجد فى محلول جزيئى لذائب غير متجزىء . وإذن فالضغط الأزموزى لمحلول كلوريد الصوديوم الجزيئى يكون من الوجهة النظرية مساوياً ٢٢٫٤ × ١٫٧٥ أى ٣٩٫٢ ض ج . وهذه القيمة تقرب من القيمة التى قدرت عمليا لهذا المحلول .

---

(١) قانون أفوجادرو Avogadro's law

(٢) قانون بويل Boyle's law

ويجب أن يلاحظ أن درجة تجزئة الذائب تزيد كلما قل تركيزه ، فالنسبة المئوية لتجزئة كلوريد البوتاسيوم مثلا تبلغ ، عند درجة الصفر المئوى ، ٨٦ عند إذابة وزنه الجزيئى فى عشر لترات من الماء ، بينما تبلغ ٩٥ فى محلول مخفف عشر مرات بالنسبة للمحلول السابق .

وتوصف المحاليل بأنها «سوية الأزموزية»[١] متى تساوت ضغوطها الأزموزية . أما إذا اختلفت ضغوطها الأزموزية فيقـال لذات الضغط الأعلى « زائدة الأزموزية » [٢] ولذات الضغط الأدنى « ناقصة الأزموزية [٣] » .

ويمكن تقدير الضغط الأزموزى لأى محلول بالطريقة المانومترية المباشرة التى أوضحناها فى التجربة المتقدمة . إلا أن التقدير بهذه الطريقة يحتاج لعناية بالغة وتحوطات عديدة (كاختيار الغشاء المستعمل بحيث يكون عديم المرونة اطلاقاً ، وبحيث لاينفذ جزيئات الذائب بتاتاً) . ولذلك فإن الضغوط الأزموزية للمحاليل تقدر عادة بطريق غير مباشر من خواصها الطبيعية الأخرى ، التى تتوقف أيضا على عدد الجزيئات فى المحلول ، والتى يوجد تناسب مباشر بينها وبين ضغطه الأزموزى كضغط بخار أو رفع درجة غليان أو خفض درجة تجمد المذيب .

وعلى ذلك فمن الممكن حساب الضغوط الأزموزية للمحاليل من نتائج إحدى التقديرات الطبيعية المتقدمة وبخاصة خفض درجة تجمد المحلول . ونظراً لأن قيمة خفض درجة تجمد محلول جزيئى لمادة ما غير متجزئة هى ١٫٨٦°م ، وأن قيمة الضغط الأزموزى لمثل هذا المحلول هى ٢٢٫٤ ضـ جـ ، فمن السهل إذن إيضاح العلاقة بين خفض درجات التجمد والضغوط الأزموزية فى المعادلة التالية :

$$\frac{\text{ضـ}}{٢٢٫٤} = \frac{\text{د}}{١٫٨٦}$$

حيث د هى خفض درجة تجمد المحلول ، ضـ ضغطه الأزموزى .

$$\text{أى أن ضـ} = \frac{٢٢٫٤ \times \text{د}}{١٫٨٦}$$

$$= ١٢٫٠٤ \text{ د}$$

---

(١) Isotonic or Isosmotic (٢) Hypertonic

(٣) Hypotonic

وحيث أن ى معلومة ، فإنه يمكن حساب ضـ . فإذا فرض محلول خفض درجة تجمده ٠٫٩٩٣ ، فإن ضغطه الأزموزى يكون ١٢٫٠٤ × ٠٫٩٩٣ أى ١١٫٢٠ ضـ جـ .

علاقة الخلية النباتية بالظواهر الازموزية

إذا غمست خلية نباتية منفردة ذات فجوة فى ماء نقى ، فعلى فرض أن الغشاء البروتوبلازمى شبه منفذ حقيقى (١) لمحلول العصير الخلوى ، فإن الذائبات الخلوية تظل داخل الفجوة ، بينما تكون أزموزية الماء نحو الداخل أعلى من أزموزيته نحو الخارج ، فيزداد تبعاً لذلك حجم العصير الخلوى الذى يضغط على الغشاء البروتوبلازمى فيتمدد ، وهذا بدوره يضغط على الجدار الخلوى فيتمدد أيضاً .

يقال للضغط الواقع من محتويات الخلية على أغشيتها ، نتيجة لدخول الماء بها ، « ضغط الامتلاء »(٢) ، وتتوقف قيمته على درجة امتلاء الخلية بالماء .

وفى الوقت نفسه يُحدث الجدار الخلوى المشدود — نتيجة لتمدده — ضغطاً مضاداً على محتويات الخلية يسمى « الضغط الجدارى » (٣) ، وهو مساو لضغط الامتلاء فى القيمة ومضاد له فى الاتجاه ، وتزداد قيمته كلما زاد حجم الخلية .

ويستمر دخول الماء بالخلية إلى أن يأتى الوقت الذى يتعادل عنده الضغط الجدارى — المقاوم لدخول الماء — مع القوة التى تجذب الماء إلى داخل الخلية ، أو بعبارة أخرى مع الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى ، مما يترتب عليه وقف الزيادة فى الحجم ، أى يمتنع دخول الماء بالخلية إطلاقاً . وتسمى حالة الاتزان هذه بالنسبة للخلية « الامتلاء التام » (٤) .

فإذا رمزنا للضغط الأزموزى للعصير الخلوى بالحرف ضـ ، وللضغط الجدارى بالحرف جـ ، فطالما أن ضـ > جـ يستمر دخول الماء الخلية . وتبلغ الخلية حالة

---

(١) يسمح الغشاء البروتوبلازمى فى الواقع بنفاذ جزيئات بعض الذائبات من الفجوة وإليها ، إلا أن ذلك يحدث ببطء جدا ويمكن التجاوز عنه .

(٢) Turgor pressure

(٣) Wall pressure

(٤) Full turgidity

الامتلاء التام عند ما تصبح صـ = حـ ، أى عند ما يكون

صـ — حـ = صفراً

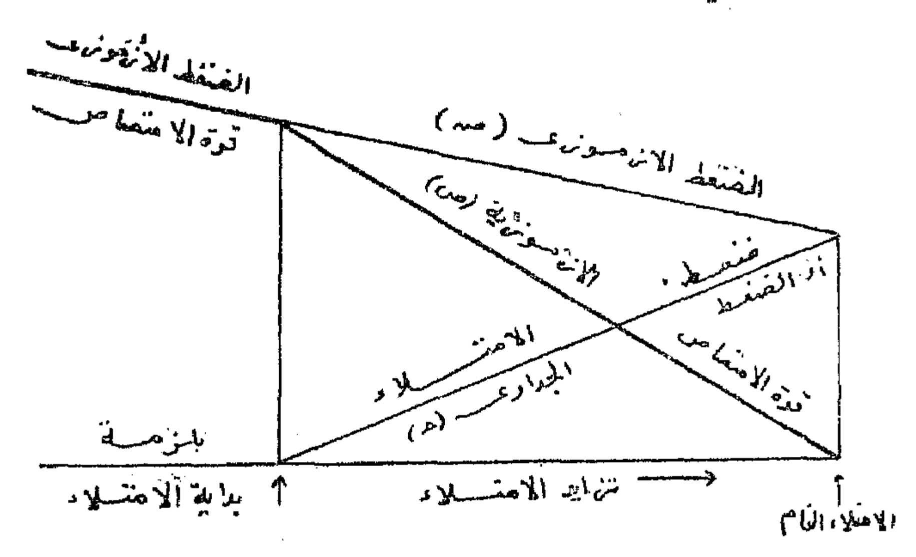
ويطلق على الفرق بين هاتين القوتين (صـ — حـ) « قوة الامتصاص الأزموزية » [١] ، وإذا رمزنا لها بالحرف ص فإن

ص = صـ — حـ

وحالة الامتلاء التام هى الحالة الطبيعية لخلايا النباتات المائية . ولكن قلما توجد هذه الحالة فى النباتات البرية ، لأن خلاياها تفقد كثيراً من مائها عن طريق النتح ، وبذلك لا تدرك عادة حالة الامتلاء التام . وعند غمس مثل هذه الخلايا فى الماء ، فإنه ينتقل إلى داخلها نظراً لزيادة ضغطها الأزموزى عن الضغط الجدارى (صـ > حـ) ، فيزيد حجمها .

وعندما يزداد حجم الخلية نتيجة لدخول الماء ، ينقص الضغط الأزموزى قليلا بسبب تخفيف العصير الخلوى ، بينما يزيد الضغط الجدارى ، فتهبط قوة الامتصاص تدريجيا .

وتستمر الزيادة فى حجم الخلية إلى أن تبلغ الخلية حالة الامتلاء التام ، وعندها تهبط قوة الامتصاص إلى الصفر نتيجة لتعادل الضغط الأزموزى المتناقص مع الضغط الجدارى المتزايد (أنظر شكل ٥) .



شكل (٥) — يوضح التغييرات فى قيمة الضغط الأزموزى وضغط الامتلاء وقوة الامتصاص الأزموزية التى تصحب التغييرات فى حجم العصير الخلوى ، (نقلا عن تودای) .

---

(١) Osmotic suction force

ولا يتوقف دخول الماء الخلية أو خروجه منها على قيمة الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى ، وإنما يتوقف على قوة امتصاصها . ولإيضاح ذلك نتصور خليتين أ ، ب ضغطهما الأزموزى ١٢ ، ١٠ وضغطهما الجدارى ٧ ، ٢ ضغطاً جوياً على الترتيب ، وضعتا متجاورتين بحيث يسهل انتشار الماء من إحداهما إلى الأخرى (شكل ٦) .

ض ح = ١٢ ح = ٧	أ	ض ح = ١٠ ح = ٢	ب

شكل (٦)

فأى الخليتين تكسب ماء ؟

قد يجاب على ذلك خطأ بأن الماء ينتقل من ب إلى أ ، لأن عصير الخلية أ ذو ضغط أزموزى أعلى . ولكن نظراً لأن قوة امتصاص ب (٨ ض ح) أعلى من قوة امتصاص أ (٥ ض ح) ، فإن الماء ينتقل من أ إلى ب .

وهنا تجدر الإشارة إلى وجوب التفرقة بين الضغط الأزموزى وضغط الامتلاء ، فالضغط الأزموزى هو — كما قدمنا — أقصى ضغط يمكن أن ينشأ فى المحلول تحت الظروف السالفة الذكر . أما ضغط الامتلاء فهو الضغط الفعلى الذى يحدثه المحلول نتيجة فعل الخاصـــية الأزموزية . فعند إحاطة الخلية النباتية (غير تامة الامتلاء) بالماء النقى ، فانه بينما يتزايد ضغط الامتلاء الناشىء ، يأخذ الضـــغط الأزموزى للعصير الخلوى فى التناقص . ولا يتساوى ضغط الامتلاء مع الضغط الأزموزى إلا عند بلوغ الخلية حالة الامتلاء التام (١) .

وإذا أحطنا الخلية النباتية بمحلول يقل ضغطه الأزموزى (وليكن ٨ ض ح) عن الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى (وليكن ١٢ ض ح) ، فعلى فرض أن غشاءها البروتوبلازمى منفذ للماء فقط ، فإن جزيئاته تنتشر إلى داخل الخلية إلى أن يصبح ضغط الامتلاء الناشىء مساويا ٤ ض ح ، وذلك عند بلوغ حالة الاتزان (بغض النظر عن التأثير الطفيف الناتج من التخفيف) ، ومع ذلك فإن الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى لايزال يقرب من ١٢ ض ح .

---

(١) فى الواقع لن يكون ضغط الامتلاء الناشىء فى العصير الخلوى مساويا لضغطه الأزموزى الأصلى إلا إذا كان الجدار الخلوى عديم المرونة إطلاقا .

وعلى ذلك إذا قيل مثلا إن الضغط الأزموزى لعصير خلايا النباتات السبخية (١) قد يجاوز أحيانا مائة أو أكثر من الضغوط الجوية ، فلا يعنى ذلك مطلقا أن الضغط الفعلى الذى يحدثه العصير الخلوى على أغشية الخلية يساوى أو حتى يقارب هذه القيمة العالية ، وإنما يلزم غمر خلايا مثل هذه النباتات فى الماء النقى لكى تصل إلى حالة الامتلاء التام . وفى الواقع قد تتمزق جدر الخلايا ، بفعل الضغوط العالية التى تنشأ ، طويلا قبل أن تصل الخلايا إلى الامتلاء التام . ومن الظواهر المألوفة أنه متى وضعت الأكياس الجرثومية (٢) للطحالب البحرية ، أو بعض حبوب اللقاح ، فى الماء العذب فإنها تزيد فى الحجم ، ثم لاتلبث أن تنفجر .

وعندما تكون الخلية النباتية محاطة بمحاليل ذات تركيز معين ، فإن الضغوط الأزموزية لهذه المحاليل تقاوم ـ بالإضافة إلى الضغط الجدارى ـ دخول الماء الخلية . فمثلا إذا وضعت خلية نباتية فى محلول ناقص الأزموزية ، ضغطه الأزموزى صَ ، فإن

ص = (صم — ح) — صَ أو

= صم — (ح + صَ)

ومن الواضح أنه لكى يدخل الماء الخلية ، يلزم أن تكون صم > ح + صَ . أى أنه إذا كانت الخلية ممتلئة امتلاء وسطا ، وجب أن يكون الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى أعلى كثيرا من ضغط المحلول الذى يغمرها . أما إذا كانت الخلية فى حالة امتلاء تام (كما لو كانت الخلية قد غمرت من قبل فى الماء النقى فترة طويلة) ، فإنها تفقد بعض ماء عصيرها وتنكمش عند غمسها فى محلول ناقص الأزموزية بالنسبة لعصيرها الخلوى .

ولتقدير قوة امتصاص الخلايا النباتية ، تغمس الخلية فى سلسلة من المحاليل المعلومة التركيز (تقارب ضغوطها الأزموزية قوة امتصاص الخلية) . ففى المحاليل التى يزيد ضغطها الأزموزى عن قوة امتصاص الخلية ، تفقد الخلية بعض الماء (أى تكون قيمة ص سالبة) ، وينقص حجمها أو وزنها . وبالعكس فى المحاليل

---

(١) Halophytes — وهى النباتات التى تنمو فى الأراضى الملحية.

(٢) Sporangia

الأضعف ، تمتص الخلية ماء من الخارج (أى تكون قيمة ص موجبة) ، ويزيد حجمها أو وزنها . أما المحلول الذى تحتفظ الخلية فيه بوزنها أو حجمها ثابتا ، فيكون ضغطه الأزموزى مساويا لقوة امتصاص الخلية ، إذ فى هذا المحلول تكون ص مساوية صفراً ، أى تكون صـ = صـ - حـ .

وقد وجد فى إحدى التجارب أن أقراص درنة البطاطس قد احتفظت بوزنها ثابتا فى محلول من سكر القصب تركيزه ½ ج . ، مما يدل على أن قوة امتصاص خلايا البطاطس تعادل الضغط الأزموزى لهذا المحلول .

وإذا غمرت شرائح طولية من سوق أو أعناق ورقية غضة (كسيقان الياسمين وأوراق الخروع) فى سلسلة محاليل معلومة التركيز ، فإن متوسط قوة امتصاص نسيجها البرانشيمى الداخلى يكون معادلا للضغط الأزموزى للمحلول الخارجى الذى لا تتغير درجة انحناء (١) الشرائح (أى حجوم الخلايا البرانشيمية) فيه .

أما إذا غمست الخلية النباتية ذات الفجوة فى محلول زائد الأزموزية قليلا ، مع افتراض أن الغشاء البروتوبلازمى شبه منفذ حقيقى بالنسبة للعصير الخلوى والمحلول الخارجى ، فإن الماء ينتقل تدريجيا من داخل الخلية إلى خارجها ، فينقص حجم العصير الخلوى ويتبع ذلك انكماش أغشية الخلية ، ويتراخى الضغط الجدارى تدريجيا ، بينما يتزايد الضغط الأزموزى للعصير الخلوى . ولما كانت مقدرة الجدار الخلوى على الانكماش محدودة ، فسرعان مايصل الجدار إلى الحد الذى يتوقف عنده عن الانكماش ، وتسمى هذه الحالة من حالات الخلية « الارتخاء » (٢) ، وعندها تهبط قيمة الضغط الجدارى إلى الصفر .

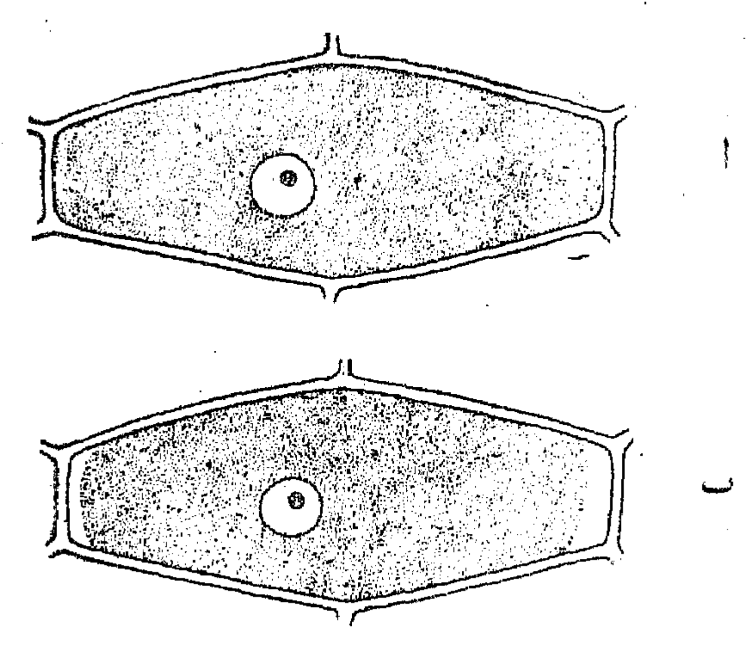
وإذا استمر خروج الماء بعد ذلك من الخلية ، فإن الغشاء البروتوبلازمى - نظرا لمرونته - يستمر فى الانكماش مسايرة لاطراد النقص فى حجم العصارة الخلوية ،

---

(١) تتقوس الشرائح عند فصلها من السوق أو الأعناق نحو سطوحها الخارجية نظرا لأن طبقة البشرة تكون فى الحالة الطبيعية (أى قبل قطع الشرائح) مشدودة وممتطة ، بينما تكون الأنسجة البرانشيمية الداخلية (القشرة والنخاع) منضغطة ، ثم تزول حالتا الشد والضغط عند قطع الشرائح .

(٢) Flaccidity

فينفصل إذ ذاك عن الجدار الخلوى ، وتوصف هذه الحالة « بالبلزمة »[1] (شكل ٧).



شكل (٧) — أ خلية عادية ، ب خلية مبلزمة قليلا .

ويستمر فقد الخلية للماء إلى أن يتعادل الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى مع الضغط الأزموزى للمحلول الخارجى .

وإذا نقلت الخلية المبلزمة [2] إلى وسط ماء نقى . استعادت الخلية امتلاءها تدريجيا نتيجة لأزموزية الماء نحو الداخل. فيزداد حجم العصير الخلوى ويعود الغشاء البروتوبلازمى إلى وضعه الطبيعى ، وتوصف هذه العملية « بتعادل البلزمة » [3] .

هذا إذا لم يتأثر بروتوبلازم الخلية أثناء البلزمة تأثرا يودى بحيويته . فإذا كانت الخلية النباتية قد غمست فى محلول زائد الأزموزية كثيرا بالنسبة لعصيرها الخلوى. فلا يبعد أن تؤدى كثرة فقدها للماء إلى تجفيف البروتوبلازم نفسه تجفيفا يضر حيويته ، كما قد تفضى شدة انكماش البروتوبلازم إلى تقطيع خيوط البلازموديزما التى تربط سيتوبلازم الخلايا المتجاورة ، وعند ذلك تهلك الخلية ، ولا تعود مطلقا إلى الحالة الطبيعيه إذا نقلت إلى الماء النقى .

وقد تكون البلزمة دائمة أو مؤقتة .

---

(١) Plasmolysis

(٢) Plasmolysed cell

(٣) Deplasmolysis

فهي دائمة متى كان الغشاء البروتوبلازمي غير منفذ لجزيئات الذائب في المحلول الخارجي ، كما افترضنا في المثال المتقدم .

أما إذا كان الغشاء منفذا لجزيئات الذائب والمذيب على السواء ، فإنه تحدث البلزمة المؤقتة . فإذا غمست خلية ذات فجوة في محلول زائد الأزموزية لإحدى الذائبات التي ينفذها الغشاء البروتوبلازمي ، فإن معدل انتشار جزيئات المذيب يكون بلا ريب أكبر من معدل انتشار جزيئات الذائب ، فتتبلزم الخلية أولا بسبب أزموزية الماء السريعة نحو الخارج ، وتظل الخلية المبلزمة تنكمش إلى أن يتعادل ، في وقت ما ، ضغط المحلول الخارجي مع الضغط الأزموزي للعصير الخلوي .

بيد أن جزيئات الذائب المنتشرة لا يكون إذ ذاك قد تعادل تركيزها داخل وخارج الخلية (نظرا لبطء انتشارها نسبيا) ، فلا تلبث أن تتسرب شيئا فشيئا إلى الفجوة الخلوية ، ويتزايد تبعا لذلك ضغط العصير الخلوي أي يصبح العصير زائد الأزموزية بالنسبة للمحلول الخارجي ، فتسود أزموزية الماء نحو داخل الخلية ويزيد حجم عصيرها تدريجيا إلى أن تزول البلزمة وتستعيد الخلية امتلاءها .

ومن الواضح أنه إذا اختبرت قوة امتصاص الخلايا النباتية وهي في حالة ارتخاء أو مبلزمة (أي كانت بصفة عامة دون بداية الامتلاء قبل غمسها في سلسلة محاليل الاختبار) ، فإن تقديرات قوة امتصاصها الأزموزية تدل في الوقت ذاته على قيمة الضغط الأزموزي لعصيرها ، لأن الضغط الجداري يكون في هذه الحالة منعدما ، أي تكون صں = صر عندما تكون ص مساوية صفرا (راجع شكل ٥ ، صحيفة ٣١) .

الحالة الغروية [١]

إذا خلطت المادة بالسائل فإنه تحدث إحدى حالات ثلاث :

(١) قد تتجزأ المادة فى السائل إلى دقائق مادية صغيرة جداً ، هى إما جزيئات أو أيونات ، يبلغ قطرها حوالى $\frac{1}{1000000}$ من المليمتر (ملليميكروناً واحداً) ، أى لا يمكن رؤيتها بالقوة المكبرة للمجهر ولا بأية طريقة من طرق الإبصار . وتكون هذه الجزيئات أو الأيونات منتشرة فى السائل ، ويبقى انتشارها ثابتاً بمضى الوقت .

ويسمى الخليط المكون من مثل هذه المادة الذائبة [٢] والمادة المذيبة [٣] « المحلول الحقيقى » [٤] .

(٢) وقد تتجزأ المادة إلى دقائق مادية كبيرة بحيث يمكن رؤيتها بالمجهر ، أى يزيد متوسط قطرها عن $\frac{1}{5000}$ من المليمتر (٢٠٠ ملليميكرون) . وفى هذه الحالة لا تبقى دقائقها منتشرة فى السائل بصفة دائمة ، بل تنفصل تدريجياً بمضى الوقت فترسب أو تطفو .

وإذا كانت دقائق المادة المنتشرة صلبة كونت مع السائل ما يسمى « المعلق »[٥] ، أما إذا كانت سائلة ، كونت مع السائل الآخر ما يسمى « المستحلب » [٦] .

(٣) وقد تتجزأ المادة فى السائل إلى دقائق متوسطة الحجم بين الجزيئات العادية ، كالتى توجد فى المحاليل الحقيقية ، وبين الدقائق المادية الكبيرة ، كالتى توجد فى المعلقات والمستحلبات . وهذه الدقائق تتكون غالباً من مجموعات هائلة من الجزيئات المتحدة ، ويكون انتشارها ثابتاً ، ولا يمكن رؤيتها بالمجهر ، ولكن يمكن رؤيتها بطريقة ضوئية خاصة .

وفى هذه الحالة يقال للمادة المجزأة « الطور المنتشر » [٧] ، وللسائل المذيب

---

(١) The colloidal state
(٢) Solute
(٣) Solvent
(٤) True solution
(٥) Suspension
(٦) Emulsion
(٧) Dispersed phase

« وسط الانتشار أو الطور المستمر »(١) . ويسمى الخليط « المحلول الغروى(٢) » .

على أن بعض المواد قد تتجزأ فى السائل إلى جزيئات فردية ومع ذلك لا يكون للمحلول الناتج خواص المحلول الحقيقى ، بل تكوّن محلولا غرويا نظراً لكبر جزيئات المادة كبراً بالغاً بحيث يقارب حجمها حجم الدقائق الغروية ، ومن أمثلة هذه المواد النشا (قطر جزيئاته ٥ ملليميكرونات) .

ومنذ عام ١٨٦١ قسّم « توماس جراهام »(٣) المواد ، من حيث علاقتها بالماء ، إلى بلوريات وغرويات (٤) .

فالبلوريات هى التى تكوّن عند إذابتها فى الماء محاليل حقيقية ، وهى تنفذ عادة خلال الأغشية الصناعية كالبارشمنت . وسميت بلوريات لأنه وجد من الممكن بلورتها .

أما الغرويات فهى التى تكوّن مع الماء محاليل غروية ، وهى لا تنفذ خلال تلك الأغشية ، ولا تتبلور ، بل تشبه عادة الغراء ومن هنا جاءت تسميتها .

أما الآن فقد اتضح خطأ هذا التقسيم لان كثيراً من المواد التى تذوب فى الماء مكونة محاليل غروية ، كبعض البروتينات ، يمكن أن تتبلور . كما أن جميع البلوريات تقريباً يمكن الحصول عليها فى حالة غروية تحت ظروف خاصة .

فلا تعتبر المحاليل الحقيقية أو الغروية إذن محاليل لنوع معين من المواد ، ولكنها محاليل ذات تركيب معين يختلف بعضها عن بعض من حيث حجم دقائق المادة المنتشرة فى السائل المذيب .

تحضير المحاليل الغروية

توحى العلاقة بين المحاليل الحقيقية والمحاليل الغروية والمعلقات بوجود طريقتين عامتين لتحضير المحاليل الغروية وهما « التكثيف » و « التجزئة » ، ويتوقف ذلك

---

(١) Dispersion medium or continuous phase

(٢) Colloidal solution (٣) Thomas Graham

(٤) Crystalloids & colloids

على تكوين الدقائق الغروية إما بتكثيف جزيئات المادة الفردية ، وإما بتجزئة دقائقها الكبيرة .

وتحضير المحاليل الغروية بطريقة التكثيف يماثل تماماً ترسيب المادة فى التفاعلات الكيماوية ، ففى كلتا العمليتين يشبع المحلول بالمادة الذائبة إلى درجة فوق التشبع ، ثم يترك تحت ظروف مناسبة ، فلا تلبث أن تتكون تجمعات جزيئية [١] تكبر تدريجياً طالما بقى الذائب متيسراً فى المحلول .

وفى عمليات الترسيب يطرد كبر هذه التجمعات الجزيئية حتى تصل إلى حجم تمكن عند بلوغه رؤيتها بالمجهر أو بالعين المجردة ، وعندئذ تنفصل تدريجياً من المحلول .

وبتنظيم ظروف التجربة تنظيماً معيناً يمكن إيقاف نمو التجمعات الجزيئية عند بلوغها الحجم المناسب الخاص بالحالة الغروية ، وبذلك يمكن تكوين محاليل غروية . أى أن هذه العملية تؤدى إلى تكوين راسب أو محلول غروى ، ويتوقف ذلك توقفاً كلياً على ظروف التجربة .

فالحالة الغروية إذن هى المرحلة الوسطية بين الرواسب والمحاليل الحقيقية ، ويمكن الحصول عليها من أى الطريقتين ، التكثيف أو التجزئة .

التكثيف ←

محاليل حقيقية	محاليل غروية	معلقات
جزيئات أو أيونات	تجمعات جزيئية	تجمعات جزيئية
متوسط قطرها حوالى	يتراوح قطرها بين	يزيد قطرها عن ٢٠٠
١ ميلليمكرون	١ — ٢٠٠ ميلليمكرون	ميلليمكرون

→ التجزئة

وتحضر أغلب الغرويات غير العضوية بطرق التكثيف التى تشمل عمليات الاختزال والتأكسد والتحلل المائى والانحلال المزدوج [٢]

(١) Molar aggregates (٢) Double decomposition

فمثلا إذا عومل محلول مخفف من كلوريد الذهب بالفورمالدهيد تحت ظروف مناسبة ، اختزلت أيونات الذهب إلى ذرات لاتلبث أن تتجمع مكونة دقائق ذات حجوم غروية . وجميع المعادن تقريباً تكوّن محاليل غروية تحت ظروف مماثلة .

وإذا غليت محاليل مخففة جداً من كلوريد الحديد أو الألومينيوم أو الكروم ، تحللت هذه الأملاح تحللا مائيا (١) ، وتكونت محاليل غروية لإيدروكسيدات المعادن .

وإذا عومل محلول مائى مخفف من أكسيد الزرنيخ بكبريتيد الإيدروجين ، فإنه ينحل انحلالا مزدوجا مكونا كبريتيد الزرنيخ الغروى .

ويتعين عند تحضير المحاليل الغروية بمثل هذه الطرق ألا تؤدى التفاعلات الجارية إلى تكوين ذائبات كهربائية قوية . لأن هذا النوع من المحاليل شديد الحساسية لليسير من الذائبات المتأينة التى تسبب تجمع الدقائق الغروية إلى دقائق أكبر لاتلبث أن تترسب من المحلول .

أما طرق التجزئة فتشمل :

ا ـ طحن بعض المواد بواسطة طاحونة خاصة (٢) تتركب من جزئين أساسيين هما قرصان مسطحان متلامسان ، يدوران بسرعة عظيمة فى اتجاهين متضادين .

ب ـ توليد شرارة كهربائية بين قطبين من المعدن المراد تحضير محلوله الغروى تحت الماء أو أى سائل مناسب .

وفى كلتا الحالتين يجب أن تنظم ظروف التجربة بحيث لا تتعدى تجزئة المادة الحجم الغروى المناسب ، أى بحيث لا تتجزأ دقائقها إلى جزيئات منفردة . ويلاحظ أن الدقائق الغروية بمثل هذه المحاليل قد تتجمع تدريجياً بمضى الوقت ، ولذلك يلزم أن تضاف إليها بعض العوامل المثبتة (٣) ، كالجيلاتين ، لكى تحول دون تجمع الدقائق .

---

(١) Hydrolysis

(٢) Colloid mill

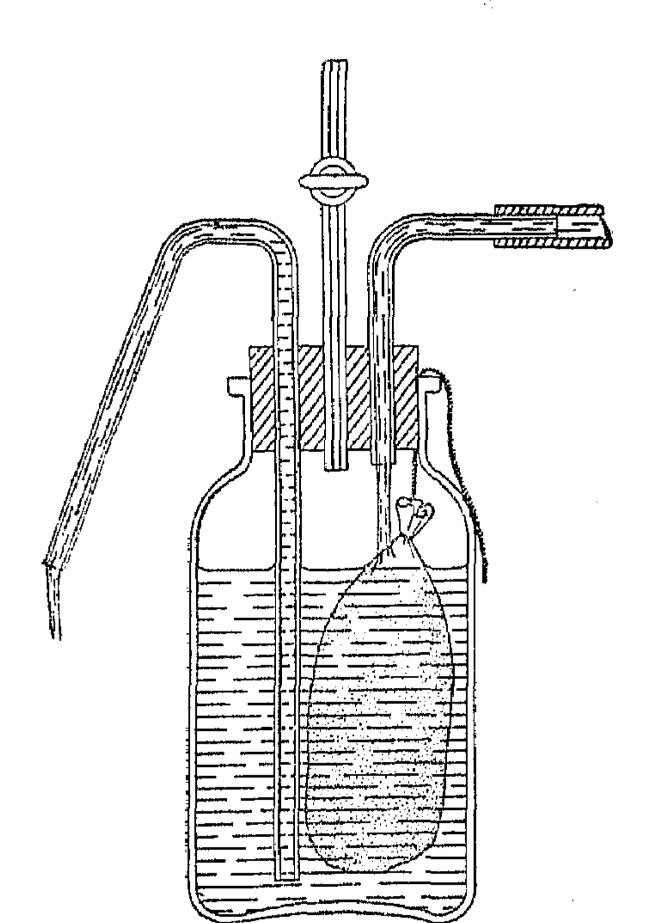
(٣) Stabilizing agents

الخواص العامة للمحاليل الغروية

(١) الانتشار

تنتشر الدقائق الغروية بمعدل منخفض جداً إذا قورن بمعدل انتشار الجزيئات أو الأيونات فى المحاليل الحقيقية ، لأن معدل انتشار أى مادة يتناسب ، كما ذكرنا ، تناسباً عكسياً مع حجم دقائقها .

ولا تستطيع الدقائق الغروية أن تنتشر خلال بعض الأغشية ، التى تسمح بانتشار الدقائق الأيونية أو الجزيئية ، كالكلوديون والبارشمنت والسيلوفين . ويستفاد من هذه الخاصية عند تنقية المحاليل الغروية من الشوائب الجزيئية أو الأيونية المختلطة بها . إذ يمكن باستعمال مثل هذه الأغشية فصل المحاليل الغروية عن المحاليل الحقيقية ، وذلك بتعليق المحلول الغروى داخل كيس من الكلوديون مثلا فى كمية كبيرة من الماء تجدد من وقت لآخر ، أو فى ماء جار باستمرار (شكل ٨) ، وتسمى هذه العملية « الفرز الانتشارى للذائبات »(١) .



(شكل ٨) طريقة الفرز الانتشارى للذائبات فى تيار جار من الماء .

وتترشح الدقائق الغروية عادة خلال ورق الترشيح العادى (الذى يبلغ قطر مسامه حوالى ١ ـ ٥ ميكرونات) . أما إذا عومل ورق الترشيح بتركيزات مناسبة

---

(١) Dialysis

من الكلوديون أو الجيلاتين ، فإنه يمكن الحصول على « مرشحات دقيقة » [1] بها مسام ذات أقطار مختلفة حسب الإرادة ، تسمح بمرور الذائبات الحقيقية ، ولا تسمح بمرور الدقائق الغروية . وتسمى هذه العملية « الترشيح الدقيق » [2] .

(٢) الضغط الأزموزى

سبق أن ذكرنا أن العامل الأساسى فى تحديد قيمة الضغط الأزموزى للمحلول هو عدد الدقائق المادية الموجودة به ، بغض النظر عن طبيعتها أو حجمها . وعلى ذلك إذا حضرت محاليل لمواد مختلفة ، تركيز كل منها ١ ٪ مثلا ، فإن ضغوطها الأزموزية تكون مختلفة ، وتكون قيمة الوزن الجزيئى للمادة هى العامل الأساسى المحدد لعدد الدقائق التى توجد فى محلولها . وكلما كان الوزن الجزيئى أعظم ، كان عدد الجزيئات (أو التجمعات الجزيئية) أقل . وبذلك يمكن فهم السبب الذى من أجله تكون الضغوط الأزموزية الناشئة بالمحاليل الغروية أضعف كثيراً من الضغوط الناشئة بالمحاليل الحقيقية من نفس التركيز .

وفضلا عن ذلك ، يزيد عدد الدقائق المادية متى كان الذائب من النوع الذى يتأين فى المحلول ، فقد وجد بالتجربة أن الضغوط الأزموزية لمحاليل ١ ٪ من الصمغ والدكسترين (وكلاهما غروى وذو وزن جزيئى مرتفع) وسكر القصب وأزوتات البوتاسيوم (وكلاهما حقيقى) هى على الترتيب ٧ ، ١٧ ، ٤٧ ، ١٧٨ سنتيمترا من الزئبق . ومن الواضح أن ارتفاع الضغط الأزموزى لمحلول أزوتات البوتاسيوم الحقيقى إنما يرجع إلى صغر حجم جزيئات هذا الذائب من جهة ، وإلى تجزئة بعض جزيئاته إلى أيونات البوتاسيوم والأزوتات من جهة أخرى .

وما قيل عن الضغوط الأزموزية للمحاليل ، يقال أيضاً عن درجة غليانها أو تجمدها ، فإن كلا من هذه الخواص الطبيعية يتوقف على عدد الدقائق المادية بالمحلول ، ولذلك لاتختلف درجة تجمد أو غليان المحلول الغروى كثيراً عن درجة تجمد أو غليان وسط انتشاره النقى .

(١) Ultrafilters

(٢) Ultrafiltration

(٣) ظاهرة تندال

إذا سلط شعاع ضوئى قوى على أحد جوانب وعاء زجاجى ممتلىء بالماء النقى ، ثم فحص الوعاء فى اتجاه جانبى متعامد مع مسار الحزمة الضوئية ، فإنه لا يمكن إدراك مسار الضوء خلال الماء . ويحدث مثل ذلك أيضاً لو وضع فى الوعاء الزجاجى أى محلول حقيقى (١) ، كمحلول سكر القصب مثلا .

أما إذا ملىء الوعاء بمحلول غروى ، وفحص بنفس الطريقة ، فإن مسار الضوء يمكن تحديده فى هذه الحالة تحديداً واضحاً كمنطقة غائمة خلال المحلول الذى يبدو صافياً فى غير تلك المنطقة .

وترجع هذه الظاهرة المعروفة « بظاهرة تندال » (٢) إلى تشتيت الضوء أى انكساره بواسطة الدقائق الغروية ، وهى تشبه تمام الشبه ما يلاحظ عند مرور شعاع ضوئى وسط حجرة غبراء مظلمة .

ونظراً لأنه فى حالة انكسار الضوء تنحرف الموجات القصيرة (نهاية الطيف الزرقاء) بدرجة أكبر من انحراف الموجات الطويلة ، فإنه يحدث انفصال جزئى للطيف ، ولهذا يرى المحلول الغروى ، الذى يكون طوره المنتشر عديم اللون ، أزرق باهتاً عند فحصه فى مسار حزمة ضوئية قوية .

(٤) الحركة البراونية

يمكن مشاهدة ظاهرة تندال بوضوح إذا فحص المحلول الغروى بالمجهر الدقيق أو « الألترامكروسكوب » (٣) ـ وهذا يختلف عن المجهر العادى بأن حقل فحصه يكون مظلماً ، وتمر خلال المحلول المراد فحصه ، فى اتجاه أفقى ، حزمة ضوئية قوية ـ فيرى مسار الضوء مركباً من نقط متعددة ، منفردة ، لامعة ، تمثل كل نقطة منها شعاعاً ضوئياً منعكساً بواسطة إحدى الدقائق الغروية التى توجد فى المحلول .

---

(١) يرى عادة أثر لمسار الضوء خلال الماء أو المحاليل الحقيقية . ويرجع ذلك إلى وجود ذرات تراب كشوائب فى مثل هذه السوائل . وإذا أريد منع ذلك وجب اتخاذ التحوطات التى تكفل إزالة مثل هذه الذرات الترابية .

(٢) Tyndall phenomenon   (٣) Ultramicroscope

وفضلا عن ذلك ، فإنه يلاحظ أن هذه النقط الضوئية تتحرك حركة اهتزازية عنيفة غير منتظمة ، وتسمى هذه الظاهرة « الحركة البراونية » (١) نسبة إلى العالم النباتى « روبرت براون » (٢) الذى لاحظ ، منذ عام ١٨٢٨ ، حركة حبوب اللقاح المعلقة فى الماء عند فحصها بالمجهر . وقد ظن أول الأمر أن هذه الحركة ترجع لكونها حية ، بيد أنه عند فحص حبوب لقاح ميتة ظهر أنها تتحرك كسابقتها . والآن نعلم أن أى دقيقة مادية ذات قطر مناسب تبدى مثل هذه الحركة عند تعليقها فى سائل .

وهى تعزى إلى دفع الدقائق المادية من نواحيها المختلفة بجزيئات الوسط السائلى السريعة الحركة . ففى أى لحظة معينة يكون تأثير الضربات التى تحدثها جزيئات السائل على أحد جوانب الدقيقة الغروية أكبر من تأثير الضربات على أى جانب آخر ، وعلى ذلك تتحرك الدقيقة . وفى اللحظة التالية قد تتلقى نفس الدقيقة ضربات أكثر على جانب آخر ، فيتغير إذ ذاك اتجاه حركتها .

ويؤدى ارتفاع درجة الحرارة إلى زيادة معدل الحركة البراونية نظراً لزيادة الطاقة الحركية (٣) لجزيئات السائل المذيب .

(٥) الشحنة الكهربائية

تحمل الدقائق الغروية شحنات كهربائية ، غير قاصرة على الذرات كما هو الحال فى الأيونات ، بل موزعة على السطح الكلى للدقيقة الغروية .

وقد تنشأ الشحنات نتيجة لتأين بعض جزيئات الدقائق الغروية ، وإطلاق الأيونات الموجبة أو السالبة منها فى وسط الانتشار ، واستبقاء شحنات أيوناتها المضادة على هذه الدقائق .

وقد تنشأ الشحنات الكهربائية فى أنواع أخرى من المحاليل الغروية نتيجة لتجمع بعض الأيونات تجمعاً سطحياً على الدقائق الغروية ، فمثلا تحمل دقائق إيدروكسيد الحديد الغروى شحنات موجبة تعزى عادة إلى تجمع أيونات الحديد ($ح^{+++}$) الناشئة من تجزئة كلوريد الحديد المستعمل فى تحضير المحلول .

---

(١) Brownian movement (٢) Robert Brown

(٣) Kinetic energy

كما تعزى شحنات دقائق كبريتيد الزرنيخ السالبة إلى تجمع كبريتيد الإيدروجين المستعمل فى تحضير هذا المحلول ، ثم تجزئة هذا المركب وإطلاق أيوناته الإيدروجينية فى وسط الانتشار واستبقاء شحناته المضادة على الدقائق الغروية .

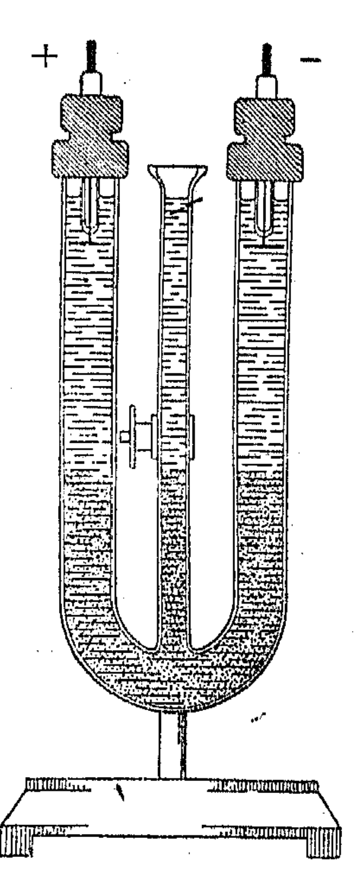
وتكتسب دقائق أنواع أخرى من المواد ، كالسيليلوز والكربون والكلوديون ، شحناتها الكهربائية السالبة من تجمع الأيونات الهيدروكسيلية لوسط انتشارها المائى .

وتدل على وجود الشحنات الكهربائية حركة الدقائق الغروية فى اتجاه معين عند وضع المحلول الغروى فى مجال كهربائى (شكل ٩) . وتسمى هذه الحركة « الحمل الكهربائى » (١) ، ويمكن معرفة نوع الشحنة من اتجاه حركة الدقائق نحو أحد قطبى المجال .

ويعزى ثبات المحاليل الغروية إلى وجود الشحنات الكهربائية ، فتتنافر دقائقها المادية بعضها مع بعض نظراً لتشابه شحناتها ، وبذلك تظل معلقة فى وسط الانتشار .

وتترسب الدقائق الغروية بأيونات الذائبات الكهربائية ذات الشحنات المضادة . وتزداد القوة الترسيبية للأيونات بازدياد ذريتها ، فمثلا وجد أن القوى الترسيبية للأيونات فو أ٤ ، كب أ٤ ، كل على الدقائق الغروية الموجبة هى كنسبة ١٠٠٠ : ٣٥ : ١ .

ويلاحظ أنه من الفوائد التى تنتج عن إضافة المركبات الجيرية إلى التربة الطينية ، تجمع دقائق الطين الغروية السالبة الشحنة بفعل أيونات الكالسيوم الموجبة ، فتزداد مسامية التربة وتنخفض قوة تشربها للماء فتجود تهويتها وتصبح أكثر ملاءمة لنمو النبات بها .



شكل (٩) — جهاز لتعيين نوع شحنة دقائق المحلول الغروى . تملأ الأنبوبة إلى النصف تقريباً بالماء ، ثم يصب المحلول الغروى من ماصة باحتراس فى قاع الأنبوبة (الجزء المظلل تظليلا كثيفاً) ، ثم تراقب حركة الدقائق فى مجال كهربائى (١٠٠ — ٢٠٠ فولت) .

---

(١) Electrophoresis or cataphoresis

تقسيم المحاليل الغروية

تنقسم المحاليل الغروية إلى نوعين :

(الأول) محاليل « الغرويات الكارهة المذيب »(١) وهى المواد التى لا توجد قابلية بين دقائقها المادية وبين وسط الانتشار ، وتشمل محاليل المعادن والأملاح غير العضوية وغيرها .

(الثانى) محاليل « الغرويات المحبة للمذيب »(٢) وهى المواد التى توجد قابلية شديدة بين دقائقها وبين السائل المذيب . ونظراً لهذه الخاصية ، تتشرب مثل هذه المواد المذيب بكميات كبيرة .

وقد كان من المعتقد أن دقائق الطور المنتشر ، فى محاليل الغرويات الكارهة المذيب ، تكون دائماً صلبة ، بينما تكون فى محاليل الغرويات المحبة للمذيب على الدوام سائلة . وعلى هذا الأساس قسمت الغرويات إلى « شبه معلقات »(٣) و « شبه مستحلبات »(٤) حسب ما يكون الطور المنتشر صلباً أو سائلا . إلا أنه وجد من الممكن تحضير محاليل غروية ، لها كل خواص « شبه المعلق » ، يكون الطور المنتشر فيها سائلا . ومن هنا يتضح عدم صلاحية هذه القاعدة كأساس للتقسيم . ومع ذلك فلا تزال هذه التسمية شائعة .

وتختلف الخواص المميزة لكل من النوعين ، وتشمل أوجه الاختلاف ما يأتى :

(١) طريقة التحضير

يحتاج تحضير محاليل الغرويات الكارهة للمذيب عادة لطرق خاصة ، كطرق التجزئة والتكثيف السالفة الذكر .

أما الغرويات المحبة للمذيب فتحضر محاليلها بسهولة بإذابتها فى السائل المناسب ، كالمحاليل المائية لبعض المنتجات النباتية كالصمغ والنشويات والبروتينات .

---

(١) Lyophobic (solvent - hating) colloids

(٢) Lyophilic (solvent - loving) colloids

(٣) Suspenoisds   (٤) Emulsoids

(٢) الفحص المجهرى

إذا فحصت محاليل الغرويات الكارهة للمذيب بالألترامكروسكوب شوهدت دقائقها بوضوح تام وفى حركة براونية شديدة .

أما محاليل الغرويات المحبة للمذيب فتشاهد بها ظاهرة تندال ، ولكن تتعذر رؤية دقائقها نظراً لوجود أغشية حولها من السائل المذيب . ولا ريب أن هذه الدقائق تكون فى حركة براونية .

(٣) الشحنة الكهربائية

تحمل دقائق كاره المذيب شحنة كهربائية واضحة قد تتغير بطرق خاصة فقط أما دقائق محب المذيب فإنها تحمل شحنة كهربائية قد تتغير بوسائل بسيطة ، كتغيير حامضية أو قلوية المحلول .

(٤) الترسيب

يتوقف ثبات محاليل الغرويات كارهة المذيب توقفاً كلياً على الشحنات الكهربائية المتماثلة التى تحملها دقائقها ، والتى تسبب تنافرها وتحول دون تجمعها إلى دقائق أكبر . فإذا عودلت شحنات كاره المذيب أو قللت دون حد معين حرج ، تجمعت الدقائق وترسبت . وترجع حساسية هذا النوع من المحاليل للقليل من الذائبات الكهربائية إلى أن هذه الذائبات تعادل أو تقلل شحنات الدقائق فتزيل بذلك القوة التى كانت كافية ، فى الحالة الطبيعية ، لمنع تجمعها وترسيبها .

ويلاحظ أنه متى رسبت دقائق كاره المذيب ، فإنه لا يمكن إعادتها إلى الحالة الغروية ، أى أن الترسيب فى هذه الحالة يكون غير عكسى .

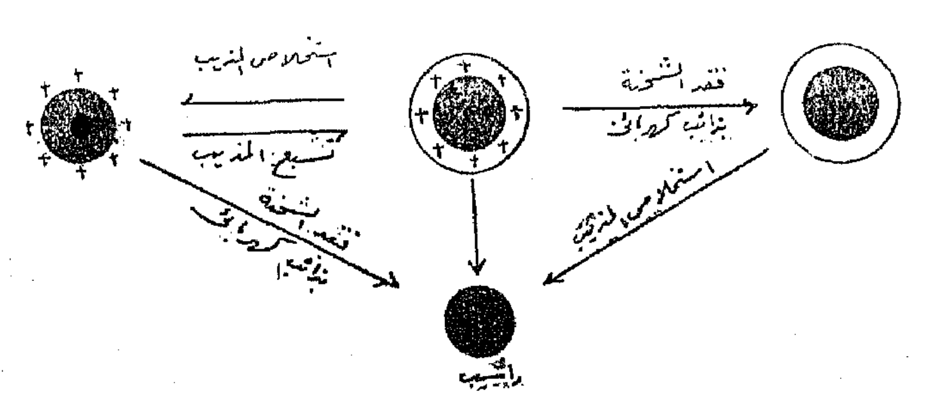
أما محاليل الغرويات المحبة للمذيب ، فإن ترسيبها يحتاج لكميات كبيرة من الذائبات الكهربائية . ومتى ترسبت دقائقها فيمكن عادة إرجاعها إلى الحالة الغروية بإضافة كمية جديدة من السائل المذيب ، أى أن الترسيب يكون فى هذه الحالة عكسياً .

ويرجع عدم ترسيب محب المذيب بالكميات القليلة من الذائبات الكهربائية إلى أن لهذا النوع من المحاليل الغروية عاملى ثبات : أما أحدهما فالشحنة ، وأما الآخر فهو التشبع بالمذيب ، وهو إحاطة الدقائق المادية المنتشرة بأغشية سائلية من

وسط الانتشار ، إذ أن جزءاً كبيراً من السائل المذيب الذى تتشربه المادة يتجمع تجمعاً سطحياً حول دقائقها ، ويتوقف سمك الأغشية السائلية على التوتر السطحى للسائل المذيب . وتحول هذه الأغشية دون تلامس الدقائق المادية ذاتها فلا تتجمع ، بل يظل انتشارها ثابتاً فى المحلول .

ويكفى توافر أحد هذين العاملين لثبات المحلول الغروى ومنع تجمع دقائقه . فإذا ما عودلت شحنة الدقائق ، فإن محب المذيب يتحول إلى محلول غروى محايد يظل محتفظاً بثباته التام طالما بقيت دقائقه مشبعة بالمذيب . بينما يؤدى استخلاص الأغشية السائلية وإزالتها ، بإضافة عامل مجفف كالكحول مثلا ، إلى جعل المحلول شديد الحساسية للذائبات الكهربائية كمحلول كاره المذيب .

أما ترسيب الغرويات المحبة للمذيب بإضافة محاليل ملحية مركزة مثل كبريتات النشادر أو ملح الطعام ، فمرده إلى أن لمثل هذه المحاليل مفعولا مزدوجاً ، فهى تستخلص الماء بشراهة نظراً لشدة تركيزها ، وتسبب فى الوقت ذاته فقد الشحنة بفعل أيوناتها المضادة (انظر شكل ١٠)

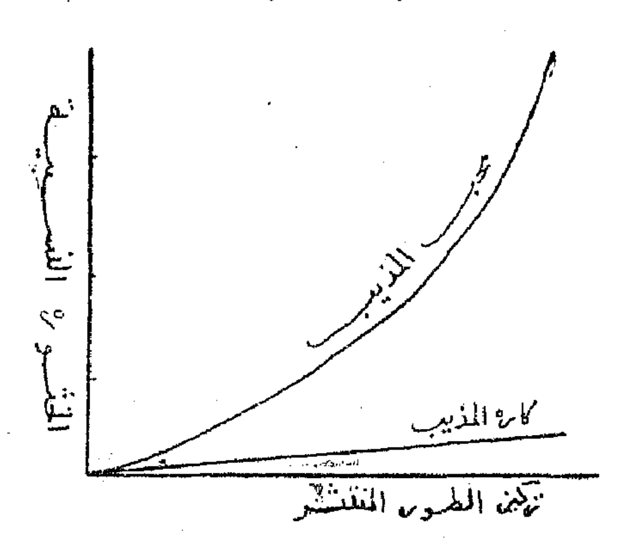


شكل (١٠) — رسم تخطيطى يوضح ترسيب دقائق محب المذيب . ويلاحظ أن السهم الأوسط ، المتجه إلى أسفل ، يدل على استخلاص المذيب وفقد الشحنة معاً بفعل المحاليل المركزة .

ولعل ما يصيب الخلايا النباتية من عطب إذا ما تعرضت للبرودة الشديدة إنما يرجع إلى ترسيب دقائق غرويات المادة السيتوبلازمية (وهى من النوع المحب المذيب) ترسيباً تؤدى إليه الزيادة فى تركيز أملاح العصير الخلوى عند تكوين البلورات الثلجية .

(٥) الخثورة

لاتختلف مطلقاً خثورة كاره المذيب اختلافاً محسوساً عن خثورة وسط الانتشار . وهذا بعكس الغرويات المحبة للمذيب ، فإن خثورة محاليلها تكون عادة أكبر من خثورة وسط الانتشار ، وتزداد خثورتها زيادة محسوسة بزيادة تركيزها (شكل ١١) . وتعزى الزيادة فى هذه الحالة إلى تشبع الدقائق المادية بالسائل المذيب ، فيترتب على زيادة تركيز الطور المنتشر إذن ، خفض كمية السائل الحر النسبية نظراً لاتحاد جزء كبير منه بالدقائق الغروية . وهذا من شأنه أن يقلل من سيولة المحلول ، أى يرفع خثورته .



شكل (١١) — يوضح علاقة الخثورة النسبية للمحاليل الكارهة والمحبة للمذيب بتركيز طورها المنتشر .

وتتأثر خثورة جميع السوائل بما فيها المحاليل الغروية بدرجة الحرارة ، فتقل بارتفاعها وتزيد بانخفاضها . وفى حالة المحاليل الغروية المحبة للمذيب قد يعزى خفض الخثورة بارتفاع درجة الحرارة إلى عاملين : خفض خثورة الوسط السائل نفسه ، وخفض تشبع الدقائق الغروية ، لأن كمية سائل التشبع ـ المغلف للدقائق ـ تتناقص بسبب خفض التوتر السطحى للسائل عند رفع درجة الحرارة .

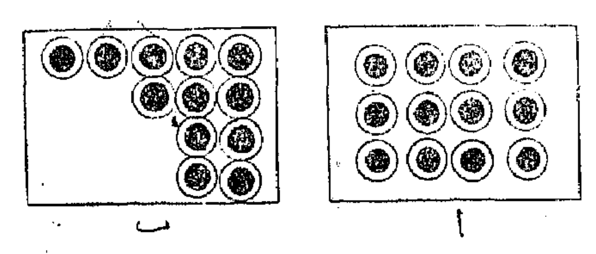
وإذا زيدت خثورة كثير من محاليل الغرويات المحبة للمذيب ، كالجيلاتين والأجار والنشا ، ـ سواء بزيادة تركيز الطور المنتشر أو خفض درجة الحرارة ـ زيادة كبيرة ، أدى ذلك إلى تغير حالتها الطبيعية ، فيتماسك المحلول الغروى ويصبح قوامه شبه صلب . أى يتحول من حالة السيولة [١] إلى حالة الصلابة النسبية (الحالة الهلامية) [٢] . وهذا التحول هو نتيجة لانعكاس أطواره الذى قد يكون مرده إلى تقارب دقائق الطور المنتشر المشبعة بالسائل (بسبب زيادة عددها أو سمك

---

(١) Sol condition

(٢) Gel condition

أغشيتها) حتى يتصل بعضها ببعض فى صورة شبكة تملأ عيونها أجزاءً منفصلة من السائل المذيب (شكل١٢)



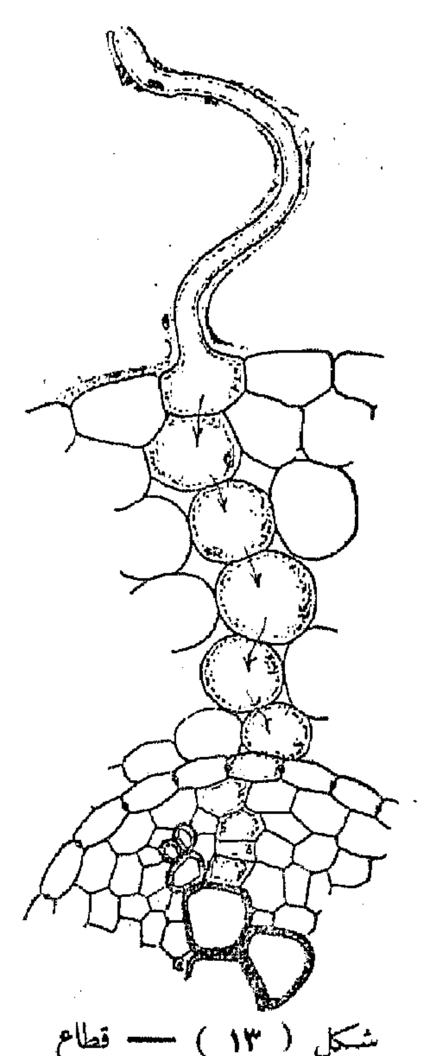
شكل (١٢) — رسم تخطيطى يمثل انعكاس الأطوار أثناء التحول من الحالة السيولة (أ) ، حيث الدقائق المادية المشبعة منتشرة ، إلى الحالة الهلامية (ب) ، حيث الدقائق المادية المشبعة متشابكة .

ومعظم المحاليل الغروية التى توجد في النباتات (كالعصارة الخلوية المحتوية على بروتينات أو تانينات أو إنيولين) وكذلك السيتوبلازم ، هى من النوع المحب للمذيب . وقد يتحول السيتوبلازم تحولا عكسياً من السيولة إلى الصلابة النسبية (١) دون أن يضار نشاطه العام .

(١) Plasmogel ⇌ Plasmosol

امتصاص الماء

يحصل النبات على مايلزمه من الماء بامتصاصه من التربة بواسطة مجموعه الجذرى . ومنطقة الجذر الرئيسية التى تؤدى هذه الوظيفة تسمى « منطقة الامتصاص » . ووجود الشعيرات الجذرية بهذه المنطقة يضاعف إلى حد كبير سطح الامتصاص ، وهى رقيقة الجدر ومتصلة اتصالا وثيقاً بماء التربة ، وهو عبارة عن محلول مخفف به ذائبات مختلفة أخصها أملاح غير عضوية . ولا يتجاوز الضغط الأزموزى لمحلول التربة فى معظم أنواعها كسرا من ضغط جوى . أما الضغط الأزموزى لخلايا البشرة والشعيرات الجذرية لمعظم أنواع النباتات فيبلغ حوالى ٣ - ٥ ضغوط جوية ، وإن كان يصل ، بلا ريب ، فى بعض الأنواع إلى قيم أعلى . وعلى ذلك ينتقل الماء من التربة إلى داخل خلايا البشرة والشعيرات الجذرية بفعل قوة الامتصاص الأزموزية ، فتزداد درجة امتلاء هذه الخلايا ، ويتبع ذلك خفض قوة امتصاصها بالنسبة لقوة امتصاص خلايا القشرة التى تجاورها ، ويترتب على ذلك انتقال الماء للأخيرة ، وهكذا خلال طبقات القشرة المختلفة وطبقتى الإندودرمس والبريسايكل ، حتى يصل الماء فى النهاية إلى أوعية الجذر الخشبية (شكل ١٣) .



شكل (١٣) — قطاع مستعرض فى منطقة الامتصاص الجذرية (نقلاعن بريستلى) .

وتزداد درجة امتلاء خلايا طبقات الجذر المختلفة حتى تصل ، أو تقترب من حالة الامتلاء التام . إلا أن ذلك لا يمنع مرور الماء خلالها من محلول التربة إلى المحلول المائى الذى يملأ أوعية الجذر الخشبية ، طالما كان ضغطه الأزموزى أعلى من الضغط الأزموزى لمحلول التربة . وعلى العموم يمكن اعتبار حركة الماء الأزموزية من محلول التربة إلى الأوعية الخشبية كأنما تحدث خلال غشاء عديد

الخلايا ، مركب من طبقات الجذر المختلفة . ويتوقف معدل هذه الحركة على الفرق فقط بين ضغطي المحلولين على جانبي الغشاء .

وقد أوضحت التجارب العملية (١) إمكان انتقال الماء بمثل هذه الطريقة فى أنسجة أخرى مما يعزز التفسير الآنف الذكر لطريقة الامتصاص . فقد ملئت بعض أعناق ورقية جوفاء بمحلول سكرى ، يبلغ ضغطه الأزموزى ضغطين جويين ، ثم غمست فى الماء النقى ، فلوحظ أن الماء قد انتقل عبر خلايا العنق الحية إلى المحلول السكرى ، بالرغم من أن الضغط الأزموزى للخلايا ذاتها يبلغ حوالى تسعة ضغوط جوية .

وقد أظهر التحليل الكيماوى لعصير أوعية بعض النباتات وجود ذائبات عضوية ـ كأحاديات وثنائيات التسكر ـ إلى جانب الذائبات غير العضوية ، وأنه بينما يظل تركيز الأخيرة ثابتاً تقريباً ، فإن تركيز الذائبات العضوية يتغير . ومن الأدلة ما يوحى بأنه مما يكفل دوام علو الضغط الأزموزى لعصير الأوعية الخشبية عن الضغط الأزموزى لمحلول التربة ورود الذائبات العضوية إلى هذه الأوعية مما جاورها من الخلايا البرانشيمية الحية . فضلا عن أن وجود « الشريط الكسبرى » (٢) على جدر خلايا الإندوديرمس قد يكون ذا أثر واضح فى الحد من تسرب هذه الذائبات خارج الأسطوانة الإندوديرمية .

على أن تفسير عملية الامتصاص على أساس كونها حركة أزموزية بسيطة للماء ، يجب ألا يسلم به على إطلاقه ، لأن اعتماد عملية الامتصاص على حيوية البروتوبلازم ونشاطه ، المرتبط بتوافر الطاقة التنفسية ، يوحى بما لعمليات التحول المختلفة التى تتم داخل خلايا الجذر الحية من أثر فى هذه العملية . فقد ثبت بالتجربة أنه إذا عطلت عملية تنفس الجذور ، بمنع الأكسجين أو بتخديرها بمخدر كالكلوروفورم ، فإن عملية الامتصاص تتوقف توقفاً تاماً .

والخلاصة أنه يجب اعتبار التفسير المتقدم جزئيا فقط ، وأن عملية الامتصاص تتضمن على وجه التحقيق عوامل أخرى لاتزال غير معلومة .

---

(١) وهى التجارب التي حصل عليها كرامر Kramer عام ١٩٣٢ .

(٢) Casparian strip

الضغط الجذرى

يندفع الماء الممتص من التربة داخل أوعية الجذر الخشبية بقوة دافعة يعبر عنها « بالضغط الجذرى » . ويمكن مشاهدة أثر هذا الضغط عند قطع ساق بعض النباتات ، إذ يلاحظ بعد قليل تجمع الماء على سطح القطع ، ثم تساقطه ، وتسمى هذه الظاهرة « الإدماء » (١) .

ويمكن قياس الضغط الجذرى بتوصيل سطح القطع بأنبوبة مانومترية ، وقياس الفرق بين سطحى الزئبق فى ساقى المانومتر (شكل ١٤). وتختلف قيمته فى النباتات المختلفة ، ويندر أن تتجاوز ضغطين جويين ، وتقل عن ذلك كثيرا فى معظم النباتات (٧٠ سم فى البيتونيا ، ١٠٠ سم فى العنب) . وتختلف قيمته فى النبات الواحد باختلاف فصول السنة . والمعتقد أن الضغط الجذرى يبلغ أقصى قيمته فى فصول السنة التى لا يحمل النبات أثناءها أوراقاً ، وبخاصة فى بداية فصل الربيع قبل تمام تكوين الأوراق الجديدة ، حيث يكون النتح منخفضا. وتتناقص قيمته سريعاً ، بل قد تنعدم إطلاقا ، حين يصبح النتح ناشطاً ، وذلك بعد تمام تكوين الأوراق ونشرها . ولا تدمى الأفرع المورقة عند قطعها ، بل على العكس من ذلك تمتص الماء داخلها متى قطعت تحت سطحه ، مما يدل على أن العصارة بالأوعية تعانى إذ ذاك شدا لا ضغطاً

شكل (١٤) — مانومتر الضغط الجذرى . تملأ الأنبوبة الشعرية التى بين سطح القطع والزئبق فى المانومتر بالماء .

ويؤخذ مما تقدم أن الضغط الجذرى قد يكون فى بعض أنواع النباتات وتحت

(١) Bleeding

ظروف معينة من بين العوامل التى تساعد على صعود العصارة فى النبات ، إلا أن أقصى قدر ترتفع إليه العصارة بفعل هذه القوة لا يتجاوز عادة عشرين متراً تقريباً .

صعود العصارة

من المسلم به أن الطريق الذى يسلكه الماء الممتص من التربة ، وما به من أملاح ذائبة ، هو الأوعية الخشبية . وقد تبين ذلك من تجارب « التحليق » التى أزيلت فيها الأنسجة الساقية التى حول الخشب ، فلم يكن لهذه المعاملة تأثير فى حركة الماء إلى أعلى ، أو كان تأثيرها طفيفاً . وتبين ذلك أيضاً من تجارب غمس الجذور أو نهايات القطع بالسوق النباتية فى محاليل مائية لبعض الصبغات كالإيوسين ، إذ سرعان ما تلوّن الخشب .

ولكن هل يمر الماء عبر تجويف الأوعية الخشبية ، أو خلال جدرها بفعل قوة التشرب (١) ؟ لقد كان العالم « ساكس » (٢) من القائلين بالرأى الأخير . إلا أن « ديكسون » (٣) (١٩١٤) هاجم هذا الرأى ، وأجرى تجارب عملية دلت على أن بعض الماء فقط يمر خلال الجدر ، وأن كميته من الضآلة بحيث لا تفى بحاجة الأوراق . إذ عند غمس نهايات الأفرع النباتية فى محلول جيلاتينى سائل ، أو فى شمع منصهر ـ لغلق تجويف الأوعية ـ ثم غمسها فى الماء ، ذبلت أوراق هذه الأفرع ، بينما لم تذبل أوراق أفرع المقارنة .

وقد وضعت عدة نظريات لتفسير الطريقة التى يرتفع بها الماء فى النبات ضد الجاذبية الأرضية ؛ أهمها « نظرية التماسك » (٤) التى وضعها ديكسون (١٩١٤) ، والتى مؤداها أن صعود العصارة إنما يرجع إلى قوة التماسك بين جزيئات الخيوط المائية المالئة لتجويف الأوعية الخشبية ، وأن هذه الخيوط المائية تُسحب إلى أعلى بقوة شد عظيمة يسببها النتح . ويمكن مشاهدة أثر هذه القوة بتوصيل ساق نباتية مورقة بأنبوبة توصيل زجاجية ممتلئة بالماء ، ومنغمسة فى وعاء به زئبق ، فيلاحظ

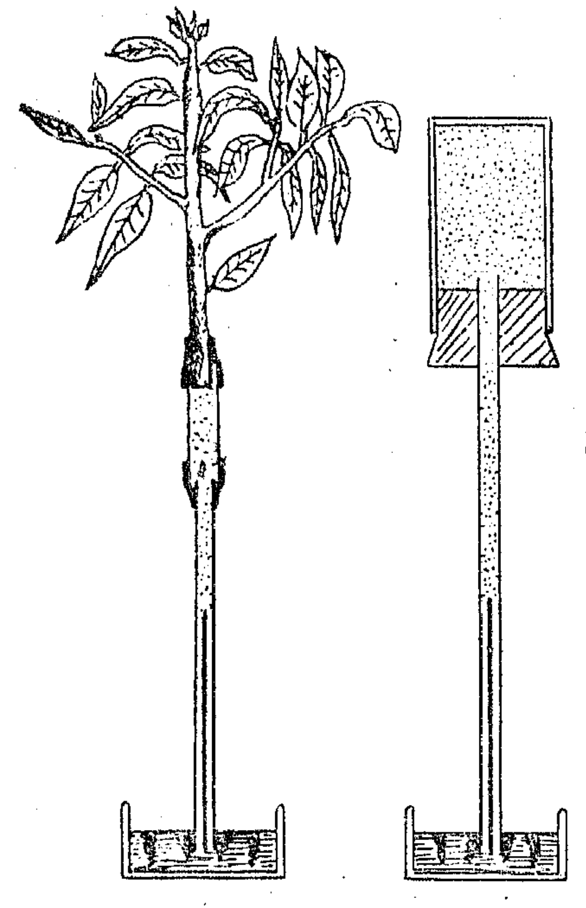
---

(١) Imbibitional force

(٢) Sachs

(٣) H. H. Dixon

(٤) The cohesion theory



شكل (١٥) — تجربتان لإيضاح أن نتح الماء وكذلك تبخيره يولدان قوة شدية تسبب إصعاد السوائل (الماء والزئبق) فى أنابيب زجاجية رأسية.

ارتفاع الزئبق بالأنبوبة تدريجيا (شكل ١٥) . ويرتفع الزئبق كذلك ، إذا وضعنا مكان الساق النباتية أنبوبة خزفية ممتلئة بالماء. أى أن نتح الماء من الخلايا الورقية الحية ، وكذلك تبخيره من جدار الأنبوبة الخزفية المبلل ، يولد كل منهما قوة شد فى الأعمدة السائلية تؤدى إلى حركتها إلى أعلى .

ويلاحظ أن مسام الأنبوبة الخزفية تكون ممتلئة بخيوط مائية دقيقة ، ويرتفع الماء داخل هذه المسام بنفس الطريقة التى يرتفع بها فى الأنابيب الشعرية الزجاجية. ومعلوم أن المدى الذى يرتفع إليه السائل فى مثل هذه الأنابيب يتناسب عكسيا مع أقطارها ، فمثلا يرتفع الماء ٣ سم فى أنبوبة زجاجية شعرية قطرها ١ مم و ٣٠ سم عند ما يكون القطر ٠٫١ مم و ٣٠٠ سم عند ما يكون ٠٫٠١ مم وهلم جرا .

ويسبب ارتفاع الماء داخل المسام الخزفية الدقيقة حركة العمود السائلى ، المالىء لتجويف الوعاء الخزفى وأنبوبة التوصيل الزجاجية ، حركة علوية . أى أن هذا العمود يشد إلى أعلى . ويعزى سريان قوة الشد على طول العمود السائلى (الماء والزئبق) ، مع استبقائه لتواصل جزيئاته ، إلى قوتين عظيمتين : قوة التماسك [١] بين جزيئات الماء بعضها مع بعض ، وقوة التلاصق [٢] بين جزيئات الماء والأطوار الأخرى المتصلة به (الجدار الخزفى والزجاج والزئبق) . ويؤدى استمرار فقد الخيوط المائية المسامية لبعض مائها ، بطريق التبخير من سطوح نهاياتها المقعرة ، إلى تحرك الماء كله إلى أعلى حركة كتلية ، تستمر طالما احتفظ العمود السائلى بتواصله .

---

(١) Cohesive force

(٢) Adhesive force

وقد ذهب ديكسون إلى القول بأن مثل هذا يحدث فى الساق النباتية المورقة ، إذ عندما تفقد الخلايا الورقية النائحة بعض مائها ، يجذب الماء داخل مسام الجدر الخلوية – التى لاتتجاوز أقطارها الدقيقة الأبعاد الجزيئية – بقوة شد هائلة ، تكفى لحمل أعمدة مائية يزيد ارتفاعها كثيراً عن نظائرها فى أعلى النباتات . وتسرى قوة الشد خلال الماء الذى يملأ جدر وتجوفات الخلايا الورقية ، فالأعمدة السائلية بالأوعية الخشبية ، فالعمود السائلى بأنبوبة التوصيل .

وفى النبات الكامل ، تنتقل قوة الشد على طول الأعمدة العصارية بالأوعية الساقية ، فالجذرية ، حتى تصل إلى مستوى منطقة الامتصاص . وعند هذا المستوى تفضى قوة الشد إلى سحب الماء وتحركه حركة جانبية من محلول التربة .

وإذن يتوقف انتقال الماء من التربة إلى النبات على قوة شدية ، محلها الأجزاء الخضرية ويسببها النتح ، وعلى قوة تماسك العصارة الخلوية وقوة تلاصقها مع الجدر الخلوية .

وواضح أنه يلزم لإمساك عمود مائى طوله ٢٥ مترا ، مثلا ، فى وضع رأسى ثابت ، شد قيمته ٢٫٤ ضـ ج . أما فى شجرة طولها ٢٥ متراً كذلك ، فيتعين أن يكون الشد بالعصارة النباتية أعلى مما يكفى لمجرد حمل الأعمدة العصارية ، وذلك لكى يتحرك الماء إلى أعلى بمعدل يكفى للتغلب على مقاومة الجدر فى الأوعية ، ويكفى كذلك لاحتفاظ الخلايا النائحة بدرجة امتلاء مناسبة . وقد دلت نتائج بعض التجارب العملية على أن قوة الشد اللازمة لتحريك العصارة فى أطوال معلومة من سوق نباتية معينة ، بمعدل تيار النتح ، تبلغ تقريباً ضعف قوة الشد اللازمة لمجرد إمساك أعمدتها العصارية فى وضع رأسى ثابت ضد الجاذبية الأرضية .

يؤخذ مما تقدم ، أن شدا قيمته حوالى خمسة ضغوط جوية يكفى لإصعاد الماء بمعدل مناسب إلى قمم الأشجار التى يصل علوها إلى نحو ٢٥ مترا . أما فى الأشجار الشاهقة كشجرة « يو » (١) التى يجاوز ارتفاعها مائة من الأمتار فيلزم أن تربو قوة الشد التى تكفل إصعاد العصارة النباتية بمعدل النتح عن عشرين ضغطاً جوياً .

ولاختبار مدى قوتى التماسك والتلاصق ، وهل قيمتاهما من الارتفاع بحيث تكفيان لصمود الأعمدة السائلية وبقائها صحيحة ، فلا ينقطع تواصلها عند شدها

(١) Yew

يمثل تلك الشدود أو بأعلى منها ، ووُضع حجم من الماء (وليكن $ح_1$ سم^3) في أنبوبة شعرية سميكة الجدار في $ى_1$° م . ثم سخن الماء الى $ى_2$° م . ، وهي الدرجة التي ملأ الماء عندها الأنبوبة (وليكن حجمه إذ ذاك $ح_2$ سم^3) . ثم لحمت الأنبوبة وبردت إلى $ى_1$° م . فظل الماء مالئاً للأنبوبة عند هذه الدرجة ، ولم ينخفض إلى حجمه الأصلي . أي أن الماء الذي كان يشغل حيزاً قدره $ح_1$ سم^3 في $ى_1$° م. أصبح شاغلا ـ وهو يعاني حالة شد ـ لحيز قدره $ح_2$ سم^3 في نفس درجة الحرارة . وقد أمكن تقدير قيمة هذا الشد بحساب الضغط اللازم لخفض حجم الماء من $ح_2$ سم^3 إلى $ح_1$ سم^3 في $ى_1$° م .

ويؤخذ من حساب هذا الضغط ـ باستعمال أطوال مختلفة من الأنابيب وأحجام مختلفة من الماء ـ أن الشدود التي يصمد لها الماء ، محتفظاً بتواصله ، قد تجاوز كثيراً مائة من الضغوط الجوية . أي أن قوتي التماسك بين الجزيئات المائية ، والتلاصق بينها وبين الزجاج تكفيان لاستبقاء العمود المائي متواصلا تحت شدود أعلى من مائة ضغط جوي .

وبإجراء تجارب مماثلة بالعصارة النباتية ، وجد أنها قد صمدت لشدود جاوزت مائتين من الضغوط الجوية . ويحتمل أن تكون المواد الذائبة في العصارة النباتية قد سببت زيادة قوة تماسكها .

ويؤخذ من نتائج هذه التجارب أن هذه الخاصية الطبيعية للسوائل تكفي لإصعاد الماء بمعدل مناسب إلى قمم أعلى الأشجار .

وقد توجد ، إلى جانب القوة الطبيعية السالفة الذكر ، قوى شدية أخرى فعالة . ففي الأنسجة الذابلة تنشأ قوى امتصاص تتزايد تدريجياً ، فتؤدي إلى سحب الماء من الأوعية إلى أن تتوازن الشدود القائمة فيها مع ضغوط الامتلاء (١)

---

(١) عند ما يتناقص حجم الماء داخل الخلايا الذابلة تنجذب جدرها نحو الداخل بفعل قوة التلاصق بين الماء والجدر ، ويؤدي الشد المضاد الذي توقعه هذه الجدر على الماء إلى جعل الماء في حالة شد . وفي مثل هذه الحالات تكون قيمة الضغط الجداري ، وبالتالي ضغط الامتلاء ، سلبية

ص = ضر — (— حـ)

اى أن قوة امتصاص الخلية تساوي الضغط الأزموزي مضافا إليه قيمة الشد الواقع على الماء .

فى الخلايا المتاخمة . وتتولد فى المناطق القمية للأفرع ، وفى البراعم المتفتحة ، وفى الأنسجة الثانوية الناشئة ، قوى تشربية وقوى امتصاص أزموزية تؤدى إلى سحب الماء نحو الخلايا المتكونة حديثاً أو الآخذة فى النمو.

ومن الظواهر التى تعزى إلى المنافسة بين شدود متباينة وغير متكافئة ، تعمل معاً فى الأعمدة العصارية ، ما يلاحظ عادة من وجود علاقة عكسية بين معدلى النتح والنمو فى المناطق النامية نتيجة للتنافس بين الشدين النتحى والامتصاصى . وقد يحدث أيضاً ، أثناء فترات الجفاف ، أن تذبل أوراق النبات المظللة أثناء النهار ، بينما تظل أوراقه المعرضة لأشعة الشمس المباشرة غضة . وتفسر هذه الظاهرة بأن الشدود النتحية الهائلة ، الصادرة من الأوراق المعرضة للشمس ، تؤدى إلى سحب الماء من أوعية التوصيل فى الجانب المظلل من النبات .

العوامل التى تؤثر فى معدل الامتصاص

(١) درجة حرارة التربة

تؤثر درجة حرارة التربة تأثيراً بالغاً فى معدل امتصاص الماء ، فيتناقص هذا المعدل كلما انخفضت درجة الحرارة . وقد أوضحت التجارب العملية أنه يمكن جعل بعض النباتات تذبل بخفض درجة حرارة الماء حول جذورها ، وأن أعراض الذبول تزول بمجرد رفع درجة الحرارة .

ولا يرجع هذا التناقص إلى خفض معدل انتشار جزيئات الماء فحسب ، لأن المعامل الحرارى لعملية الانتشار الطبيعية يبلغ ، كما ذكرنا ، حوالى ١,٢ — ١,٣ أى أنه لكل ارتفاع فى درجة الحرارة قدره ١٠°م. يزيد معدل الانتشار ١,٢ إلى ١,٣ مرة . فى حين أن معدل امتصاص الأنسجة النباتية للماء يزداد بأسرع من ذلك كثيراً ، كما يتبين من النتائج المدونة بالجدول التالى :

درجة الحرارة	البطـــاطس	الجزر
١٠° — ٢٠° م.	٣،٠	١،٣
٢٠° — ٣٠° م.	٢،٧	١،٦

جدول (١) — المعاملات الحرارية لامتصاص أنسجة البطاطس والجزر .

ومرد هذا الاختلاف بين عمليتي الانتشار والامتصاص إلى أن للدرجات الحرارية تأثيراً في خواص البروتوبلازم . ففي الدرجات الواطئة تزداد خثورة البروتوبلازم ، وهذه الزيادة من شأنها أن تضعف معدل نفاذ الماء خلاله ، سيما إذا تغير البروتوبلازم من حالة السيولة إلى حالة التماسك .

ولعل تساقط أوراق بعض نباتات المناطق المعتدلة في فصل الخريف هو مجاوبة طبيعية من مثل هذه النباتات مع الظروف البيئية القائمة ، إذ أن برودة التربة تؤدى إلى ضعف امتصاص الماء منها ، وعدم تكافؤ كمية الماء الممتصة مع كميته المفقودة عن طريق النتح من الأجزاء الخضرية تحت تأثير أشعة الشمس أثناء النهار ، فيهبط المحتوى المائى لأنسجة النبات هبوطاً كبيراً . فالتربة الباردة تعتبر ، من الوجهة الفسيولوجية ، «جافة» بالرغم من تشبعها بالماء .

(٢) تركيز محلول التربة

تنخفض مقدرة المجموع الجذرى للنبات على امتصاص الماء كلما زادت كمية الأملاح الذائبة فى محلول التربة . وعند ما يتساوى الضغط الأزموزى لهذا المحلول (ضم َ) مع قوة امتصاص (ضم — ح) الخلايا الجذرية ، فمن الوجهة النظرية البحتة ، لا يُمتص الماء ، بل يذبل النبات .

إلا أن التجارب العملية تدل على أن للنباتات — وبخاصة قاطنة المستنقعات والشواطىء المالحة — قدرة متفاوتة على التغلب على صعوبة الامتصاص الناشئة من زيادة تركيز الأملاح فى التربة ، وذلك بزيادة تركيز عصير خلايا مجموعها الجذرى ، بحيث قد يجاوز ضغطه الأزموزى مائة من الضغوط الجوية .

والمعتقد أن هذه الزيادة ترجع ، أكثر ما ترجع ، إلى انتشار جزيئات بعض الذائبات إلى داخل الخلايا الجذرية ، فيرتفع ضغط عصيرها الخلوى ، ومن ثم قوة امتصاصها الأزموزية .

وفى إحدى التجارب ، غمس المجموع الجذرى لبعض النباتات فى محلول ملحى ، فنقص معدل امتصاصه للماء نقصاً واضحاً . وعند نقل المجموع الجذرى من الوسط الملحى إلى الماء النقى ، زاد معدل الامتصاص حتى جاوز (بمقدار ٤٠ — ٥٠ ٪) القيمة الأصلية . إلا أن هذه الزيادة قد تناقصت تدريجيا مع استطالة مكثه فى الماء ، مما يوحى بانتشار الملح نحو الداخل من المحلول الخارجى فى الحالة الأولى ، وانتشاره نحو الخارج إلى الماء النقى فى الحالة الثانية .

(٣) المحتوى المائى للتربة

ينخفض معدل الامتصاص كلما انخفض المحتوى المائى (فى حدود مجال معين) للتربة . ولا يستطيع المجموع الجذرى للنبات أن يمتص جميع الماء الموجود فى التربة ، لأن هناك بعض العوامل التى تساعد التربة على الاحتفاظ بجزء من مائها وهى :

ا — الضغط الأزموزى لمحلول التربة : وهذا من شأنه أن يضعف قوة امتصاص الخلايا الجذرية .

ب — الجاذبية الأرضية : وهى تعمل على شد الماء إلى أسفل نحو مستوى الماء الأرضى .

حـ — القوة التشربية لحبيبات التربة : وهى القوة التى يتجمع بها الماء تجمعا سطحيا حول حبيبات التربة فى صورة أغشية رقيقة ليست طليقة . وتزيد هذه القوة السطحية كلما رقت الأغشية المائية .

ويطلق على مجموعة هذه العوامل التى تساعد على مقاومة امتصاص الماء من التربة «طاقة الاستمساك المائى»[1] للتربة . ويطلق على الماء الذى يتعذر على النبات امتصاصه من التربة « الماء غير الميسور»[2] ، وعلى الماء الممكن امتصاصه « الماء الميسور»[3] .

(١) Water-holding capacity

(٢) Non-available water

(٣) Available water

ولتقدير كمية الماء غير الميسور فى التربة ، يوقف رى هذه التربة بعد أن تبلغ النباتات النامية بها حجماً مناسباً . وفى الوقت الذى تبدأ فيه النباتات فى الذبول ، تقدر كمية الماء المتبقية فى التربة ، بأخذ عينة منها وتجفيفها عند درجة ١٠٠° م. والمفروض أن هذه القيمة تدل ، على وجه التقريب ، على كمية الماء غير الميسور فى التربة ، وإن كانت فى الواقع تمثل كمية الماء الذى فى التربة عندما يضعف الامتصاص عن المعدل الكافى لمنع الذبول . ولذلك يطلق على هذه الكمية من الماء منسوبة إلى وزن التربة الجاف « معامل الذبول »(١) للتربة .

ويتراوح هذا المعامل بين ١ – ٣ ٪ فى التربة الرملية و ٥ – ١٠ ٪ فى التربة الطينية ، ويزيد عن ذلك كثيراً فى أنواع التربة المختلفة الغنية بالمركبات العضوية ذات الطبيعة الغروية .

(٤) المحتوى الأكسجينى للتربة

عملية الامتصاص عملية حيوية ، يشترط لأدائها أن تتوافر حول المجموع الجذرى للنبات جميع العوامل التى تكفل حيوية البروتوبلازم ونشاطه . فقد ثبت بالتجربة أنه عند حرمان المجموع الجذرى من الأكسجين ، أو إحاطته بإحدى المركبات السامة كالكلوروفورم ، فإن عملية امتصاص الماء ، كغيرها من العمليات الحيوية الأخرى ، تتوقف توقفاً تاماً .

من ذلك تتضح ضرورة تهوية التربة ، واحتواء الهواء الذى يتخلل مسامها على نسبة عالية من الأكسجين . أما إذا كانت التربة شديدة التماسك ، أو مغمورة بالماء ، فإن النباتات تنمو بها نمواً ضعيفاً ، أو قد تهلك هلاكاً تاماً قبل أن تستكمل دورة حياتها . وتلاحظ هذه الظاهرة غالباً فى الحفر الأرضية الواطئة التى يظل الماء فيها راكداً . ومما يجدر ذكره أن مايضر النبات بالفعل ليست هى الكمية الزائدة من الماء ، وإنما هو فقد الأكسجين الناتج من غمرها بالماء ، لأن النباتات تنمو نمواً كاملا فى المزارع المائية ، متى مرر تيار هوائى فى المحاليل ، أو جددت المحاليل من وقت لآخر .

---

(١) Wilting - coefficient

وقد يترتب أيضاً على عدم تهوية التربة أن تتغير العمليات البكتيرية المتنوعة التى تتم فى التربة تغيراً بالغاً ، وقد تحل عملية الاختيار اللاهوائى محل عملية التأكسد ، مما يؤدى إلى تراكم منتجات ضارة فى التربة تسمم المجموع الجذرى للنبات ، وتوقف عملية امتصاص الماء .

غير أن أنواعاً خاصة من النباتات تنمو بمثل هذه الأوساط ، وتكون لجذورها مناعة ضد مركبات التربة السامة ، كنباتات المستنقعات . وفضلا عن ذلك ، فإنه يوجد بأعضائها فجوات هوائية تساعد على إمداد الجذور والريزومات ببعض الأكسجين .

امتصاص العناصر

يمكن فصل المادة الجافة المتخلفة من أى نسيج نباتى ، بعد تجفيفه فى فرن ، بطريقة تحليلية بسيطة إلى جزءين : جزء قابل للاحتراق يمثل المادة العضوية ، وجزء غير قابل للاحتراق يسمى « الرماد » [1] ويمثل على وجه التقريب الأملاح المعدنية التى امتصها النبات من التربة . والعناصر المعدنية لا توجد فى الرماد بحالة نقية ، بل تكون غالباً على هيئة أكاسيد . وتتوقف القيمة الفعلية للمحتوى الرمادى لأى نسيج نباتى على درجة حرارة حرقه ، لأن جزءاً من بعض العناصر يفقد عادة بالتسامى أو التبخير ، كما فى حالة الكلور والكبريت ، وإلى حد ما البوتاسيوم والكالسيوم والفوسفور وغيرها .

ويختلف المحتوى الرمادى الكلى للأنسجة النباتية من كسر من ١ ٪ إلى ١٥ ٪ أو أكثر من الوزن الجاف للمادة النباتية . فالثمار الطرية والأنسجة الخشبية يكون محتواها الرمادى عادة منخفضاً (أقل من ١ ٪) ، بينما يكون محتوى الأوراق الرمادى عالياً نسبياً (يزيد غالباً عن ١٠ ٪)

ويحصل النبات على الأملاح غير العضوية بامتصاصها من محلول التربة . وفضلا عن الأملاح الذائبة فى المحلول ذاته ، فإن العناصر الأساسية لنمو النبات يحصل عليها أيضا من انحلال البقايا النباتية والحيوانية الموجودة فى التربة ، ومن معقد الطين نفسه .

فالخواص الطبيعية الكيماوية الأساسية لمعظم أنواع التربة ترجع على الأكثر إلى الجزء الطينى منها ، ماعدا أنواع التربة الغنية نسبيا بالمركبات العضوية ، حيث تقوم هذه بدور هام فى تحديد خواص التربة وتزويد محلولها بالأزوتات والفوسفات والكبريتات . ويتألف جزء التربة الطينى من دقائق ذات أحجام غروية يتركب معظمها من سليكات الألومنيوم وهى ذات تركيب بللورى معين .

---

(١) Ash

وتحمل الدقائق الطينية الغروية على سطوحها الخارجية شحنات سالبة ، وقد يتصل بها من الخارج (على نظام الطبقة المزدوجة) كاتيونات لبعض العناصر أهمها كا$^{++}$ ، ما$^{++}$ ، بو$^{+}$ ، ص$^{+}$ ، يد$^{+}$. وفي أنواع التربة الغنية بالمركبات العضوية قد تتصل كاتيونات بعض العناصر بنفس هذه الطريقة بالدقائق العضوية الغروية .

وإذا عوملت تربة محتوية على الكالسيوم ، مثلا ، بمحلول كلوريد البوتاسيوم ، فإن بعض أيونات البوتاسيوم (بو$^{+}$) المضافة تحل محل أيونات الكالسيوم (كا$^{++}$) المرتبطة بالدقائق الطينية ، حيث تنطلق كمية مكافئة منها في المحلول وتتحد مع أيونات الكلور المتبقية ، ويمكن إيضاح مثل هذا التفاعل :

[طين] كا$^{++}$ + ٢ بو$^{+}$ + ٢ كل$^{-}$ ⇌ [طين] بو$^{+}$ بو$^{+}$ + كا$^{++}$ + ٢ كل$^{-}$

وعلى هذا النحو تتأثر العلائق بين محلول التربة ومعقدها الغروى وبين الذائبات المتأينة المضافة من الخارج ، أو المنطلقة من الخلايا الجذرية أو المتعضيات الدقيقة [(١)] الموجودة بالتربة ، مما يؤدى إلى فكاك [(٢)] كاتيونات بعض العناصر من معقد الطين ، حيث يتاح للنبات امتصاصها .

ومن المسلم به ، بوجه عام ، أن الأملاح الممتصة تنتشر خلال البروتوبلازم على صورة أيونية ، أى أنها تتجزأ ثم تمتص أيوناتها ومع ذلك فقد دلت بحوث كثيرة [(٣)] على أن مركبات معينة يمتصها النبات على صورة غير متجزئة .

وخضوعا لقوانين الانتشار البسيط ، تنتشر أيونات أو جزيئات الذائبات من محلول التربة ، حيث يكون تركيزها عالياً ، إلى فجوات الخلايا الجذرية . وعلى فرض بقاء هذه الدقائق المنتشرة طليقة في العصير الخلوى ، فإن عملية الانتشار تستمر إلى أن تدرك حالة الاتزان التي يتوقف عندها دخول الذائب .

---

(١) Micro-organisms

(٢) Elution وهى بعكس معنى Adsorption .

(٣) منها أبحاث أوسترهاوت (١٩٢٥) ، وأوسترهاوت وكامبرلنج وستانلى (٩٣٤).

أما إذا استبعدت الدقائق المنتشرة ، كلها أو بعضها ، من مجال الانتشار عن طريق ترسيبها ، أو اتحادها اتحاداً كيماويا بسيطاً ، أو استهلاكها فى عمليات التحول الغذائى ، أو تجمعها على بعض السطوح البينية ، أو غير ذلك من الوسائل ، فإن تركيز الذائب فى العصير الخلوى يظل منعدما أو منخفضاً بالنسبة لتركيزه فى الوسط الخارجى ، مما يؤدى إلى استمرار دخول الذائب بالخلية دون الوصول إلى حالة الاتزان . فإذا غمرت خيوط الطحلب « سبيروجيرا » فى محلول مخفف من أزرق المثيلين ، فإنه يلاحظ اختفاء اللون الأزرق تدريجياً من المحلول إلى أن يزول نهائيا ، بينما تتلون محتويات الطحلب باللون الأزرق نتيجة لاتحاد أزرق المثيلين كيماوياً مع بعض « المركبات الفينولية » الموجودة بالعصير الخلوى .

ويستدل من تحليل بعض الأنسجة النباتية على أن تركيز بعض العناصر أو الأيونات في العصير الخلوى يزيد عن تركيزها فى الوسط المحيط بها . وقد كانت تفسر هذه الظاهرة بأن جزءاً من الأيونات قد استبعد بوسيلة ما ، بحيث أن تركيز الأيونات الطليقة بالعصير الخلوى لم يكن يتجاوز مطلقاً تركيزه فى الخارج . إلا أنه ثبت — فى بعض حالات على الأقل — أن الذائبات قد توجد بحالة طليقة فى العصير الخلوى بتركيز أعلى من تركيزها فى البيئة المحيطة ، مما يدل على أن عملية امتصاص العناصر ليست من البساطة بحيث تخضع لمقتضيات قوانين الانتشار البسيط .

وقد دلت نتائج كثير من التجارب العملية على أن خضوع الذائبات الممتصة لقوانين الانتشار البسيط قد يتحقق فى حالة عدد من الذائبات غير المتجزئة . أما الذائبات التى تتأين فى المحلول ، فإن دخولها الخلية النباتية لا يمكن تفسيره كالانتشار البسيط لمادة ما خلال أحد الأغشية من منطقة تركيز أعلى إلى منطقة تركيز أوطأ ، لأنه ثبت عملياً أن أيونى الملح الواحد قد تمتصهما الخلية بنسبتين مختلفتين ، كما ثبت أيضاً أن انتشار أيونات مثل هذه المواد إلى داخل الخلية يستمر نحو حالة من الاتزان ليست هى تساوى التركيزين داخل وخارج الخلية ، بل قد يختلفان اختلافا كبيراً .

وبالتحليل الكيماوى لعصير خلايا الطحلب البحرى « ڤالونيا » ، أمكن مقارنة

تركيز بعض الأيونات فى هذا العصير مع تركيزها فى ماء البحر الذى يعيش فيه الطحلب ، كما يتبين من الجدول التالى :

أيونات	أجـــزاء فى الألف	
	ماء البحر	العصير الخلوى
ص$^{+}$	١٠،٩	٢،١
بو$^{+}$	٠،٤٦	٢٠،١٤
كا$^{++}$	٠،٤٥	٠،٠٧
مغ$^{++}$	١،٣١	أثارة
كل$^{'}$	١٩،٦	٢١،٢
كب ا٤$^{''}$	٣،٣٣	٠،٠٠٠٥

جدول (٢) — يوضح اختلاف التركيب الأيونى لعصير خلايا « فالونيا » وماء البحر .

وتدل هذه الأرقام على أن بعض العوامل قد أوقفت انتشار أيونات الصوديوم والكالسيوم والماغنيسيوم والكبريتات قبل أن يتساوى تركيزها فى العصير الخلوى مع تركيزها فى ماء البحر ، بينما يكاد يتساوى تركيز أيونات الكلور فى كل منهما . أما البوتاسيوم فقد بلغ تركيزه فى العصير الخلوى أكثر من أربعين ضعفاً بالنسبة لتركيزه فى ماء البحر .

ويلاحظ أن جميع البوتاسيوم قد وجد فى العصير الخلوى على حالة كلوريد ، وبذلك ينتفى تعليل تراكم هذا العنصر باتحاده مع مركبات أخرى .

وقد تبين من نتائج تجارب أخرى أجريت على الطحلب المائى « نايتيلا » (١) أن درجة التوصيل الكهربائى للعصير الخلوى أعلى خمساً وعشرين مرة من درجة توصيل ماء البركة الذى يعيش فيه الطحلب ، فدل ذلك على تراكم الأملاح غير العضوية بالفجوات الخلوية ، حيث تأينت وبقيت أيوناتها منتثرة وغير متجمعة تجمعاً سطحياً بل طليقة فى العصير الخلوى .

---

(١) *Nitella clavata* (هوجلاند ودافيس ١٩٢٣)

ويتوقف مدى الاختلاف بين تركيز الذائبات داخل وخارج الخلية على درجة التركيز الأصلية لمحاليل هذه الذائبات التى تغمر الخلية . وبتقدير التغير فى درجة التوصيل الكهربائى لسلسلة محاليل أملاح فردية تغمر أقراص بعض أنسجة الادخار النباتية (كدرنات البطاطس والجزر والبنجر والطرطوفة) تمكن « ستايلز وكد »(١) من إيضاح العلاقة بين امتصاص هذه الأملاح ودرجة تركيز محاليلها . ففى المحاليل المخففة أصبح التركيز المكتسب داخل خلايا الأنسجة عدة أضعاف تركيز المحلول الخارجى . بينما حدث العكس فى المحاليل المركزة ، فكان تركيز الملح فى الداخل أقل من تركيزه فى الخارج .

وبتعيين « نسبة الامتصاص »(٢) ، وهى النسبة بين التركيز النهائى الداخلى إلى التركيز النهائى الخارجى ($\frac{د}{خ}$) ، فى إحدى تجاربهما التى أجريت بمحلول كلوريد الصوديوم وأقراص نسيج الجزر ، وجد أن نسب الامتصاص كانت ٤٦٠٧ ، ٢٧ ، ٣٫٥ ، ٠٫٨٣ فى التركيزات ٠٫٠٠٠٠٢ ، ٠٫٠٠٠٢ ، ٠٫٠٠٢ ، ٠٫٠١ س على الترتيب .

ويجب أن يلاحظ أن معدل الامتصاص وكذلك الكمية المطلقة من الملح يزيدان - بمقتضى قوانين الانتشار العادى - بزيادة التركيز الأصلى الخارجى ، ولكن الكمية النسبية للملح هى التى تنقص فى التركيزات العالية فتكون - كما يبين من نتائج هذه التجربة - أعلى خمسين مرة فى التركيز الأدنى منها فى التركيز الأعلى . وبينما تراكم الملح نسبياً داخل الخلايا فى التركيزات الواطئة ، فإن نسبة الامتصاص كانت أقل من الوحدة فى التركيز الأعلى .

يتضح من استعراض هذه التجارب ونتائجها أن انتشار بعض العناصر وتراكمها داخل الخلية النباتية الحية تؤثر فيهما أنواع أخرى من القوى ، غير تلك التى تؤثر فى عملية الانتشار البسيط .

ولقد عنى الباحثون بدراسة هذه الظاهرة ومحاولة تفسيرها . ومن التفسيرات التى ذكرت فى هذا الصدد :

---

(١) Stiles & Kidd

(٢) Absorption-ratio

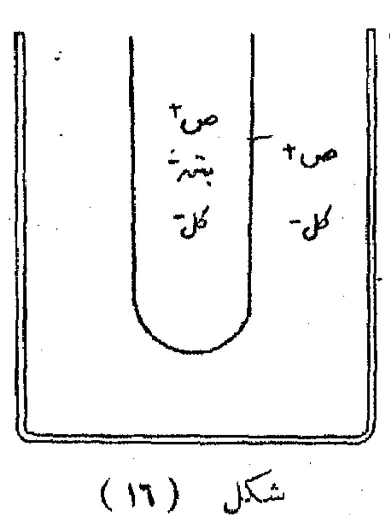
(١) اتزان دونان[1]

ذهب العالم « دونان » فى تفسيره لاختلاف تركيز الأيونات المنتشرة على جانبي غشاء منفذ لها ، إلى أن عملية الانتشار تستمر فى حالة الذائبات المتأينة نحو نقطة اتزان يتحقق عند بلوغها ما يأتى :

ا — عند نقطة الاتزان يكون حاصل ضرب تركيزات أيونات الانتشار المختلفة التكهرب على أحد جانبي الغشاء مساوياً حاصل ضرب تركيزات نفس الأيونات على الجانب الآخر .

ب — عند نقطة الاتزان يكون تركيز الكاتيونات مساوياً لتركيز الأنيونات فى كل من الجانبين ، سواء كانت الأيونات قابلة أو غير قابلة للانتشار ، وذلك لكى يتحقق التعادل الكهربائى فى كل جانب .

ولإيضاح ذلك نفرض أن كيساً غشائياً به محاول بروتينات الصوديوم قد غمس فى وعاء به محلول كلوريد الصوديوم . وعلى فرض أن الغشاء منفذ لأيونى الصوديوم والكلور ، وغير منفذ لأيون البروتين ، فعند نقطة الاتزان توجد خارج الكيس أيونات صوديوم وكلور فقط ، بينما توجد داخله أيونات صوديوم وكلور وبروتين (شكل ١٦) .



شكل (١٦)

وبقياس تركيز أيونات الانتشار على جانبى الكيس ، نجد أن :

$$[\text{ص}^+]_{\text{خ}} \times [\text{كل}^-]_{\text{خ}} = [\text{ص}^+]_{\text{د}} \times [\text{كل}^-]_{\text{د}}$$

ولكى يتحقق التعادل الكهربائى على جانبى الكيس ، يتعين أن يكون

$$[\text{ص}^+]_{\text{خ}} = [\text{كل}^-]_{\text{خ}}$$

$$[\text{ص}^+]_{\text{د}} = [\text{بتن}^-]_{\text{د}} + [\text{كل}^-]_{\text{د}}$$

ويترتب على ذلك أن يكون :

---

(١) Donnan - equilibrium

[ص+]ء > [ص+]خ

[كلَ]ء < [كلَ]خ

وإذن توجد الأيونات المنتشرة ، عند نقطة الاتزان ، بتركيزات مختلفة على جانبي الكيس . متى وجدت أيونات غير منتشرة فى أحد الجانبين .

وعلى فرض أن تركيز المحلول الخارجي يساوى الوحدة وأنه مساو ، عند بدء التجربة ، لتركيز المحلول الداخلى ، فعند نقطة الاتزان يكون

(١ — س)خ × (١ — س)خ = (١ + س)ء × سء

حيث س تركيز الأيونات المنتشرة للداخل .

ومن هذه المعادلة ، يمكن حساب تركيزى أيونى الصوديوم والكلور داخل وخارج الكيس . ويؤخذ من هذا الحساب أنه كلما زاد تركيز بروتينات الصوديوم بالنسبة لتركيز كلوريد الصوديوم ، قل دخول هذا الذائب من المحلول الخارجى كما يتبين من الأرقام المدرجة فى جدول (٣) .

التركيز الأصلى		التركيز النهائى لكلوريد الصوديوم	
بروتينات الصوديوم	كلوريد الصوديوم	المحلول الداخلى	المحلول الخارجى
٠,١	١	٠,٤٧٦	٠,٥٢٤
١	١	٠,٣٣٣	٠,٦٦٦
١٠	١	٠,٠٨٣	٠,٩١٧
١٠٠	١	٠,٠١٠	٠,٩٩٠

جدول (٣)

يتضح من هذه الأرقام أن زيادة تركيز بروتينات الصوديوم تجعل الكيس الغشائى كأنه غير منفذ لكلوريد الصوديوم ، إذ يكاد هذا الذائب أن يتوقف عن التسرب إلى داخل الكيس .

وإذا أحيط الكيس الغشائى ، المحتوى على بروتينات الصوديوم ، بذائب يختلف

كاتيونه عن كاتيون البروتينات ، مثل كلوريد البوتاسيوم ، فعند نقطة الاتزان يكون كذلك حاصل ضرب تركيزات أيونات الانتشار المختلفة التكهرب خارج الكيس مساويا لمثله داخل الكيس . ويكون التعادل الكهربائى متحققا فى الجانبين ، كما يتضح من أرقام جدول (٤) .

التركيز الأصلى		التركيزات النهائية						
بروتينات الصوديوم	كلوريد البوتاسيوم	فى الداخل				فى الخارج		
		ص +	بو +	كل /	بتن /	ص +	بو +	كل /
٠٫٠١	١	٠٫٠٠٥٢	٠٫٥٢٤	٠٫٤٧٦	٠٫٠١	٠٫٠٠٤٨	٠٫٤٧٦	٠٫٥٢٤
١	١	٠٫٦٦٦	٠٫٦٦٦	٠٫٣٣٣	١	٠٫٣٣٣	٠٫٣٣٣	٫٦٦٦
١٠	١	٩٫١٦٦	٠٫٩١٧	٠٫٠٨٣	١٠	٠٫٨٣٤	٠٫٠٨٣	٠٫٩١٧
١٠٠	١	٩٩٫٠٢٠	٠٫٩٩٠	٠٫٠١٠	١٠٠	٠٫٩٨٠	٠٫٠١	٠٫٩٩٠

جدول (٤)

يتبين من هذا الجدول أن كاتيون الذائب الخارجى ـ البوتاسيوم ـ ينجذب إلى داخل الكيس بأنيون البروتين ، وأنه بزيادة تركيز هذه الأنيونات غير المنتشرة بالداخل بالنسبة لتركيز الذائب بالخارج ، يكاد يختفى البوتاسيوم اختفاء تاما (٩٩ ٪ من الكمية الأصلية) من المحلول الخارجى ويتراكم داخل الكيس ، بينما تكاد أيونات الكلور تحجز حجزاً تاماً خارجه ، بالرغم من أن كلا من الأيونين يمر بسهولة خلال الكيس الغشائى ، ولا يدخل فى تفاعلات كيماوية بالداخل .

وبطريقة مماثلة ، يمكن تفسير تراكم أنواع مختلفة من الأيونات داخل الخلايا النباتية المحتوية على كميات هائلة من المواد البروتينية . ومن طبيعة هذه المواد أنها تتصرف كقلويات إذا وجدت فى وسط حامضى ، وكأحماض إذا وجدت فى وسط قلوى . أى أن أيون البروتين يكون موجب الشحنة فى الوسط الحامضى ، وسالب الشحنة فى الوسط القلوى . وبذلك تستطيع مثل هذه المواد أن تؤدى إلى تراكم الكاتيونات وأيضاً الأنيونات حسب طبيعة تأينها .

وتحتوى الخلايا ، إلى جانب ذلك ، على كثير من الذائبات المتأينة ، كالأحماض

العضوية ، التي لا يسمح الغشاء البروتوبلازمي بنفاذها ، والتي يؤدي وجودها بالفجوات إلى قيام حالات اتزان دونانية بين الخلية والبيئة الخارجية ، مما قد يساعد على تراكم كثير من الأنيونات والكاتيونات داخل الخلايا بتركيزات أعلى كثيراً من تركيزاتها في البيئة الخارجية .

(٢) ازدواج طبيعة البروتوبلازم [١]

تتصرف بروتينات المادة البروتوبلازمية ، كغيرها من المواد البروتينية ، كأنيونات أو كاتيونات ، ويتوقف ذلك على تركيز الأيون الإيدروجيني بالوسط الذي توجد به . ويطلق على قيمة الأس الإيدروجيني التي يتساوى عندها عدد كاتيونات مثل هذه المواد وأنيوناتها « نقطة التعادل الكهربائي أو نقطة الحياد »[٢]. وعلى الجانب الحامضي من هذه النقطة يحمل أيون البروتين شحنة موجبة ويتحد مع الأنيونات ، بينما يحمل على جانبها القلوي شحنة سالبة ويتحد مع الكاتيونات .

وقد يكون لتصرف بروتينات المادة البروتوبلازمية المزدوج تأثير في امتصاص الأيونات من بيئة الخلية . فقد يتصل بروتوبلازم الخلية النباتية ببيئة خارجية متعادلة أو قلوية بالنسبة له ، بينما يتصل من الداخل بالعصير الخلوي الذي يكون عادة على الجانب الحامضي من نقطة تعادله الكهربائي . وتؤدي حركة البروتوبلازم الدورانية في الخلية إلى اتصال كل جزء منه ، على التعاقب ، بالبيئة الخارجية . وعند الاتصال بهذه البيئة يكون البروتوبلازم على الجانب القلوي من نقطة تعادله فيتحد بالكاتيونات ، ويطلق الأنيونات . أما عندما يعود البروتوبلازم للاتصال بالعصير الخلوي الحامضي فإنه يطلق كاتيوناته ، ويتحد مع الأنيونات .

وبهذه الطريقة يمكن ، إلى حد ما ، التعليل لتراكم الكاتيونات داخل الخلايا .

(٣) النشاط الحيوي

دلت نتائج التجارب التي أجريت على أنسجة الادخار على أن الخلايا النباتية الحية تمتص أيونات الأملاح الذائبة من تركيزات جد منخفضة ضد مقتضيات قوانين

Amphoteric nature of protoplasm (١)
Isoelectric point or neutral point (٢)

الانتشار البسيط ، وأن هذه الذائبات الممتصة قد يطرد تراكمها (كاتيونات الذائب وأنيوناته) داخل فجوات الخلايا . تحت ظروف مناسبة ، حتى تصل « نسبة امتصاص » بعضها إلى أكثر من ١٠٠٠ ، مما يقصر اتزان دونان وحده ، أو نقط التعادل الكهربائى للبروتينات ، أوغيرهما من التفسيرات ، عن التعليل لهذا التراكم تعليلا كافيا .

بيد أن اطراد التراكم الملحى لايحدث إلا متى كانت الخلية تحت ظروف تكفل كمال حيويتها وازدهار نموها ، كتوافر الأكسجين ، والطاقة الضوئية (فى حالة الأنسجة الخضراء) ، مما يوحى بأن هذا من خصائص الخلية الحية فقط ، وأنه مرتبط ارتباطا وثيقا بنشاطها الحيوى . ومما يعزز ذلك تتابع الأدلة العملية على أنه إذا لم يتوافر تركيز مناسب من الأكسجين حول أنسجة الادخار مثلا ، فإنه يحدث أن تنتشر الذائبات من داخل الأنسجة إلى المحاليل الغذائية التى تغمرها ، مما يؤدى إلى موت الأنسجة موتا عاجلا . أما إذا توافر الأكسجين حول تلك الأنسجة ، فإن امتصاص الذائبات من المحاليل الغذائية يستمر لفترة طويلة . وتستطيل هذه الفترة متى كانت وسائل تهوية المحاليل الغذائية مكفولة على الوجه الأكمل . وقد بلغت فترة الامتصاص فى حالة جذر البنجر مثلا حوالى ثلاثة أسابيع .

وقد وجد « ستايلز وكد » فى تجاربهما السالفة على أنسجة الادخار أنه عند قتل الأنسجة قبـــل وضعها فى محاليـــل الاختبار الملحية ، قاربت « نسبة الامتصاص » الوحدة .

وأبان «ستيوارد وأعوانه»[1] أن أيونات البوتاسيوم والبروم قد تمتصها أقراص أنسجة الادخار ، أو الجذور النباتية ، تحت الظروف المثالية للنمو ، ضد مقتضيات قوانين الانتشار حيث تتراكم داخل الأنسجة . كما سجلوا تلك المشاهدة الهامة وهى خفض معدلى التنفس والامتصاص الملحى معا على أثر إنقاص تركيز الأكسجين فى البيئة ، وخلصوا من ذلك إلى أن تركيز الأكسجين هو أحد العوامل التى قد تسيطر على معدل الامتصاص الملحى (انظر جدول ٥) .

---

(١) Steward & his collaborators (1936)

نسبة الأكسجين المئوية	الجزر: التنفس النسبي	الجزر: الامتصاص النسبي بو +	الجزر: الامتصاص النسبي بر —	الطرطوفة: التنفس النسبي	الطرطوفة: الامتصاص النسبي بو +	الطرطوفة: الامتصاص النسبي بر —
٢،٧	٤٤	٣٢	٤٢	٦٣	١٢	١٧
١٢،٣	٧٨	٩٦	٨٦	٨٥	٧٤	٧٦
٢٠،٨	١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠
٤٣،٤	١٠٦	١١٧	١١٨	١١٢	١٠٠	١٠٣

جدول (٥) — يوضح تأثير تركيز الأكسجين فى معدل الامتصاص النسبي للبوتاسيوم والبروم بأقراص الجزر والطرطوفة من محلول ٠،٠٠٠٧٥ س من بروميد البوتاسيوم عند درجة ٢٣°م ، وفى معدل التنفس النسبي لهذه الأقراص (من أبحاث ستيوارد وأعوانه) .

ويرى ستيوارد أن إسناد تراكم الكاتيونات والأنيونات إلى استهلاك الخلية الحية للطاقة فى أداء هذه العملية أكثر احتمالا من إرجاع هذا التراكم إرجاعاً كلياً إلى تبادل أيونات الإيدروجين والبيكربونات الناتجة من ثانى أكسيد الكربون التنفسي مع أيونى البوتاسيوم والبروم .

على أن العلاقة بين التنفس والامتصاص قد يكون مردها إلى اعتماد كلتا هاتين العمليتين الحيويتين على نشاط البروتوبلازم الذى يتعين لقيامه توافر الأكسجين حول الخلايا الحية ، إما لأن التنفس الهوائى ضرورى للاحتفاظ بحيوية البروتوبلازم ، وإما لأنه فى غياب الأكسجين يؤثر تجمع ثانى أكسيد الكربون وغيره من منتجات التنفس اللاهوائى تأثيراً ضاراً بالبروتوبلازم .

والخلاصة أن النشاط البروتوبلازمى قد يسيطر على عملية امتصاص الذائبات سيطرة تطغى على فعل قوانين الانتشار وحالات الاتزان الطبيعية التى تحدد أصلا العلائق بين الخلايا النباتية وذائبات المحاليل . وعندما يضار هذا النشاط ، تتأثر جميع العمليات الحيوية المعتمدة على البروتوبلازم ، ومن بينها عملية الامتصاص .

النتـــح

النتح هو فقد النبات للماء على هيئة بخار من أجزائه الخضرية ، أى من الساق والأوراق ، إلا أن معظم النتح يكون من الأوراق .

ويفقد النبات مقادير كبيرة من الماء عن طريق النتح ، فقد قدر مايفقده الفدان الواحد من القطن المصرى بخمسين طنا من الماء فى اليوم الواحد ، أى يبلغ ما يفقده النبات الواحد حوالى ٦٢٥ سم ٣ يومياً .

النتح الأدمى والنتح الثغرى

يفقد النبات بعض مائه عن طريق الجدر الخارجية لخلايا البشرة على هيئة بخار يتسرب خلال الأدمة (١) ، ويسمى هذا النوع من النتح « النتح الأدمى » (٢) .

ويتوقف معدل النتح الأدمى على سمك الأدمة . فيكون هذا المعدل مرتفعاً فى الأوراق الحديثة التكوين ، وكذلك فى الأوراق المسنة التى تظل أدمتها رقيقة . بينما يؤدى تغلظ الأدمة أو تغطيتها أحيانا بطبقة شمعية أو راتنجية إلى توقف فقد الماء خلالها .

غير أن معظم ما يفقده النبات من المـــاء إنما يتبخر من جدر خلايا النسيج الميزوفيللى ، حيث ينتشر البخار المائى خلال المسافات البينية والغرف الهوائية ، ثم إلى الجو الخارجى خلال فتحات الثغور . ويسمى هذا النوع من النتح « النتح الثغرى » (٣) .

الجهاز الثغرى

توجد بين خلايا البشرة مجاميع ثنائية من الخلايا ، تتميز عما جاورها من الخلايا بشكل خاص وباحتوائها على بلاستيدات خضراء . وتكوّن كل مجموعة منها جهازا يسمى « الجهاز الثغرى » (٤) .

---

(١) Cuticle — (٢) Cuticular transpiration

(٣) Stomatal transpiration — (٤) Stomatal apparatus

ويتكون الجهاز الثغرى من خليتين تسميان « بالخليتين الحارستين » [١] ، بينهما فتحة يقال لها « فتحة الثغر » [٢] .

وتتغير سعة فتحة الثغر بتغير حجم الخلايا الحارسة وشكلها ، إذ يؤدى امتلاء هذه الخلايا إلى توترها وتغير شكلها نظراً لتغلظ جدرها تغليظا غير عادى ، فتتباعد الجدر المواجهة لفتحة الثغر ، وتزيد سعة الفتحة . بينما يؤدى خفض المحتوى المائى للخلايا الحارسة إلى ارتخائها وتغير شكلها ، فتتقارب جدرها المتقابلة ، وتضيق فتحة الثغر .

السعة الانتشارية للثغور [٣]

يلاحظ أن المساحة التى تشغلها فتحات الثغور تبلغ من ١ — ٢ ٪ فقط من مساحة السطح الكلى للورقة النباتية . ومع ذلك فإن انتشار البخار المائى خلال الثغور يتم بمعدل يقرب — فى بعض الحالات — من معدل انتشاره فيما لو كانت البشرة غير موجودة ، وكان النسيج الميزوفيللى متصلا بالجو الخارجى اتصالا مباشراً .

وقد تبدو هذه الحقيقة غير معقولة ، إلا أن تقديرات المقارنة بين معدل فقد الماء (ن) من سطح ورقى معين و بين معدل التبخير (ت) من سطح مائى مماثل مكشوف تحت ظروف موحدة ، تدل على أن « النتح النسبى » [٤] ($\frac{ن}{ت}$) يبلغ فى المتوسط ٠,٥ ، وقد يصل فى بعض أنواع النباتات إلى ٠,٨ ، ٠,٩ . أى أن بخار الماء ينتشر خلال الثغور بمعدل يزيد ، على الأقل خمسين مرة ، عن معدل انتشاره من مساحة مساوية من سطح تبخير معرض للجو مباشرة . ومن الواضح أنه لو كان النتح متناسبا مع مساحة الفتحات الثغرية لما جاوزت قيم النتح النسبى ٠,٠١ - ٠,٠٢ .

ويرجع هذا إلى خواص انتشار الغازات ، بصفة عامة ، خلال الفتحات الدقيقة . إذ أن معدل انتشارها خلال فتحات مختلفة السعة لا يكون متناسبا مع مساحة هذه الفتحات إلا عند ما تكون أبعادها كبيرة جداً فقط . أما فى حالة الفتحات الدقيقة

---

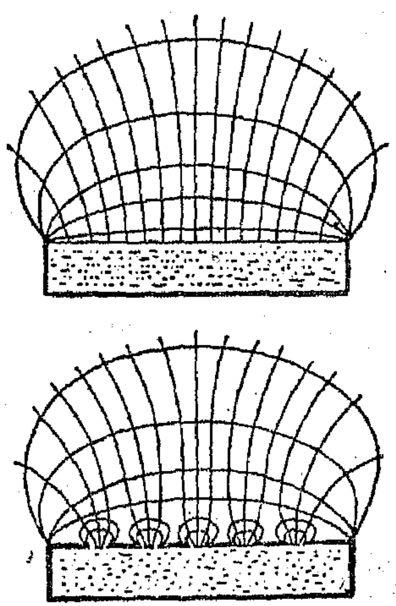
(١) Guard - cells　　(٢) Stomatal opening

(٣) Diffusive capacity of stomata

(٤) Relative transpiration

فإن معدل الانتشار يتناسب مع أقطارها ، أى مع أطوال محيطاتها [١] ، لا مع مساحاتها . وهذا يعنى أن تنصيف القطر يؤدى إلى تنصيف معدل الانتشار ، لا إلى إنقاصه إلى الربع بمقتضى « قانون المساحة » [٢] . وبالعكس ، يتضاعف معدل الانتشار عند مضاعفة القطر ، بينما ينقص معدل الانتشار بوحدة المساحة ، نظراً لأن المساحة قد زادت بأكثر من الضعف (أربعة أمثال) . ويؤخذ من هذا أن كمية بخار الماء مثلا الذى ينتشر فى وحدة زمنية خلال ثقوب صغيرة عديدة تزيد عن كمية بخار الماء المنتشر عبر ثقب واحد كبير تساوى مساحته مجموع مساحات الثقوب الصغيرة .

ويلاحظ أن الجزيئات المنتشرة تتجه ، بعد تجاوزها الثقوب ، فى خطوط رئيسية تنحرف جانبيا على شكل مروحة (شكل ١٧) . وإذا كانت الثقوب متقاربة كثيراً فإن هذه الخطوط يتداخل بعضها مع بعض ، مما يؤدى إلى تعطيل انتشار الجزيئات وخفض معدل الانتشار . وقد دلت التجارب على أن هذا التداخل لا يبدأ إلا عند ما تكون المسافة بين الثقوب أقل من عشر أمثال قطرها . كما دلت أيضاً على أنه وإن كان وجود حاجز عديد الثقوب من شأنه أن يعوق الانتشار إلى حد ما ، فإن هذا العوق ، يكون ضئيلا . بل قد لا يكون له ، تحت ظروف معينة ، أثر مطلقا ، فيكون الانتشار خلال الحاجز مماثلا للانتشار عند عدم وجوده بالكلية .



شكل (١٧) — رسم تخطيطى يمثل انتشار بخار الماء من سطح مائى مكشوف (ا) ، وخلال حاجز عديد الثقوب (ب) . وتمثل الخطوط الرأسية ، المنحرفة على شكل مروحة ، اتجاهات الدقائق المنتشرة . بينما تمثل الأخرى (الحلقية) خطوط الكثافة البخارية المتساوية .

ويمكن اعتبار بشرة الورقة النباتية ذات الثغور العديدة كحاجز عديد الثقوب

---

(١) Perimeters (٢) Area - law

يفصل الجو الداخلي للورقة عن الجو الخارجي. ونظرا لأن عدد الثغور في الورقة كبير جداً — بضع مئات في كل ملليمتر مربع — ، فإن مجموع أقطارها يزيد — بالرغم من صغر سعتها — زيادة بالغة عن قطر الورقة ذاتها . وعلى ذلك يطرد انتشار البخار المائي خلال البشرة المثقبة بالثغور بمعدل يقرب من معدل انتشاره فيما لو كانت هذه البشرة غير موجودة ، وكانت خلايا الورقة الداخلية الناتحة متصلة اتصالا مباشراً بالجو الخارجي .

والسعة الانتشارية للثقوب الثغرية عالية ، إلى حد أن النبات قلما يستغل هذه السعة إلى أقصى حدودها . وستأتي الإشارة إلى ذلك فيما بعد (ص ٨٤) .

علاقة الضوء بحركة فتح الثغور وغلقها

تنفتح ثغور معظم أنواع النباتات عند تعرضها للضوء وتنغلق عند اختفائه ، ولذلك تكون الثغور عادة مفتوحة أثناء النهار ومغلقة أثناء الليل . ولهذه القاعدة شواذ كثيرة .

وتختلف حساسية الثغور لعامل الإضاءة اختلافا كبيراً تبعاً لنوع النبات . ويبدو أن مجاوبة الثغور تتناسب مع كمية الضوء الممتصة . وتستلزم حركة الفتح عادة بعض الوقت (نصف ساعة أو أكثر) لتمام حدوثها ، كما يبدو أن هذه الحركة تحدث في جميع أشعات الطيف الظاهر ، وإن كان تأثيرها متفاوتا .

وعلى أثر توقف الإضاءة تبدأ الثغور عادة في الغلق . ويتم ذلك على العموم تدريجيا . وكلما كانت كمية الضوء الممتصة أثناء النهار أكبر ، كانت الفترة التي تتم فيها حركة الغلق أطول .

وقد دلت البحوث العلمية على أن حركة الثغور ، تحت تأثير الضوء والظلام ، إنما هي حركة أزموزية يؤدي إليها تغير تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا الحارسة . فإضاءة الخلايا الحارسة تسبب نقص تركيز أيونها الإيدروجيني ، بينما يؤدي اختفاء الضوء إلى زيادته . فقد وجد « سكارث » (١) أن الأس الإيدروجيني للخلايا الحارسة في نبات « الزيبرينا الجائل » (٢) يتغير من ٥ أو أقل في الظلام إلى

---

(١) Scarth   (٢) *Zebrina penduia,* Wandering Jew

٦ — ٧,٤ فى الضوء . أما الخلايا الورقية الأخرى فلم يتغير تركيز الأيون الإيدروجينى بها تغيراً محسوساً فى وجود الضوء أو غيابه . ويبدو أن زيادة تركيز الأيون الإيدروجينى فى الظلام إنما ترجع إلى تراكم ثانى أكسيد الكربون التنفسى ، بينما يستنفد هذا الغاز فى عملية البناء الضوئى بالخلايا الخضراء عند تعرضها للضوء . ومما يعزز ذلك حدوث تغييرات مماثلة وبنفس المقدار فى قيمة الأس الإيدروجينى بالمسافات البينية بأنسجة الورقة .

ومن الثابت أيضاً ، أن الخلايا الحارسة تحتوى على كمية من النشا . وهذه الكمية غير ثابتة بل تتغير من ساعة إلى أخرى أثناء النهار . ويبلغ المحتوى النشوى أقصاه أثناء الليل ، ويتناقص سريعاً أثناء ساعات النهار ، ثم يعود فيزداد نحو المساء . أما المحتوى السكرى للخلايا الحارسة فبعكس ذلك تماماً ، إذ عندما يكون المحتوى النشوى عالياً ، يكون الآخر منخفضاً ، والعكس بالعكس . ويبدو أن هذه التغيرات هى نتيجة لتفاعلات عكسية لا تتغير فيها كمية الكربوايدرات الكلية تغيراً كبيراً . ويحدث تحول النشا إلى سكر والسكر إلى نشا بفعل إنزيم « الداياستيز » . كما يبدو أن النقص فى تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا الحارسة وقت إضاءتها يساعد الاتجاه التحللى للإنزيم (نشا ← سكر) ، بينما تساعد الزيادة فى تركيز أيونها الإيدروجينى ، كما يحدث فى المساء ، الاتجاه البنائى لهذا الإنزيم (سكر ← نشا) . فقد وجد « سكارث » أن معاملة شرائح بشرة الورقة النباتية بأمونيا مخففة (الأس الإيدروجينى ٧,٣) قد أدت إلى تناقص كمية النشا فى الخلايا الحارسة ، وإلى اتساع فتحات الثغور حتى فى الظلام . بينما لم يتناقص محتواها النشوى عند معاملتها بحامض الخليك المخفف .

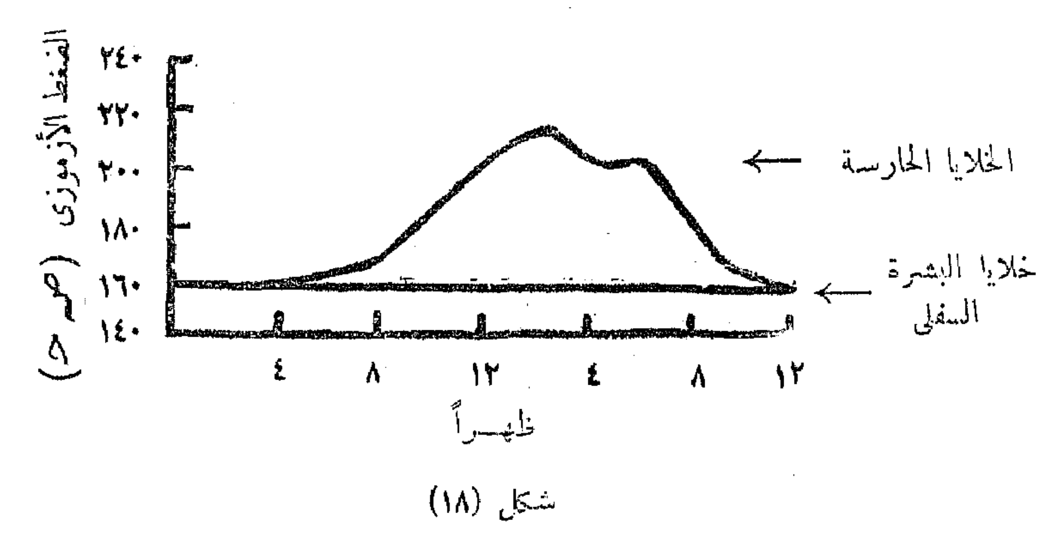
وتؤدى زيادة تركيز السكر بالخلايا الحارسة إلى رفع ضغطها الأزموزى ، بينما ينتج عن نقص تركيز السكر بها عكس ذلك . وقد أوضح كثير من الباحثين حدوث مثل هذه التغييرات فعلا فى الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة . فقد وجد فى إحدى التجارب أن الضغط الأزموزى لخلايا بشرة ورقة البنجر يساوى ١٢,٥

ضغطاً جوياً ، وظلت قيمته ثابتة تقريباً طوال النهار . بينما تغير ضغط الخلايا الحارسة كالآتى :

٧ ص	١١ — ١ ظهراً	٥ م
٢٣،٥	٣١،٠٦	٢٥ ضم ح

كما وجد فى أنواع أخرى من النباتات أن ضغط الخلايا الحارسة ذات الثغور المفتوحة يبلغ ٩٠ — ١٠٠ ضم ح . بينما يبلغ ضغط ذات الثغور المغلقة ١٠ — ٣٠ ضم ح ، ولم يختلف كثيراً عن ضغط الخلايا المجاورة .

ويوضح شكل (١٨) التغيرات اليومية فى الضغوط الأزموزية للخلايا الحارسة وخلايا البشرة فى نبات « حبل المساكين » (١) .



شكل (١٨)

وعلى العموم فإن الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة يكون عادة عالياً نسبياً أثناء ساعات النهار ، ومنخفضاً نسبياً أثناء الليل .

وتؤدى زيادة الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة فى الصباح إلى رفع قوة امتصاصها الأزموزية بالنسبة لما جاورها من الخلايا ، ولذلك ينتقل الماء إليها مسبباً زيادة امتلائها ، وهذه بالتالى تؤدى إلى اتساع فتحة الثغر . وبالعكس ينتج عن نقص الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة خفض امتلائها وضيق فتحة الثغر .

(١) English ivy, or *Hedera helix* ــ وهذه النتائج مأخوذة من أبحاث « بك Beck » (١٩٣١) .

ويمكن تلخيص حركة الثغور فى الضوء والظلام كالآتى :

فى الضوء

١ — تستنفد خلايا الميزوفيل ثانى أكسيد الكربون التنفسى الموجود فى المسافات البينية .

٢ — يميل الأس الإيدروجينى بالخلايا الحارسة للارتفاع (أى ينخفض تركيز الأيون الإيدروجينى بها) . تقل الحموضة

٣ — تساعد قلوية التفاعل على تحلل النشا .

٤ — يزداد الضغط الأزموزى لعصير الخلايا الحارسة .

٥ — تمتص الخلايا الحارسة المـــاء ، فيتزايد حجمها وضغط امتلائها .

٦ — يتغير شكل الخلايا الحارسة وتتسع فتحة الثغر .

فى الظلام

١ — يتجمع ثانى أكسيد الكربون التنفسى فى المسافات البينية .

٢ — يميل الأس الإيدروجينى بالخلايا الحارسة للانخفاض (أى يرتفع تركيز الأيون الإيدروجينى بها) .

٣ — تساعد حموضة التفاعل على تكوين النشا من السكريات الذائبة .

٤ — ينقص الضغط الأزموزى لعصير الخلايا الحارسة .

٥ — تفقد الخلايا الحارسة المـــاء ، ويتناقص حجمها وضغط امتلائها .

٦ — يتغير شكل الخلايا الحارسة وتضيق فتحة الثغر .

على أن بعض الحقائق توحى بأن تأثيرات الضوء لا يمكن تفسيرها تفسيراً كلياً على أساس الطريقة الأزموزية التى وصفت . ومن بين تلك الحقائق السرعة التى يحدث بها انفتاح الثغر ، فتنفتح ثغور « البلارجونيم » مثلا بعد دقيقة واحدة ، كما تنفتح ثغور أنواع أخرى فى أقل من دقيقة بعد التعرض للضوء . ومن الصعب تصور حدوث مثل هذا الفعل السريع على أساس تفاعل إنزيمى ، حيث أن مثل هذه التفاعلات تحدث عادة بمعدل بطىء نسبياً .

العوامل التي تؤثر في معدل النتح

تتأثر عملية النتح بعدة عوامل ، بعضها خارجي والبعض الآخر داخلي . وأهم العوامل الخارجية ما يأتي :

(١) درجة الرطوبة الجوية

يتحمل الهواء الجوى عادة بكمية من الماء على هيئة بخار . ويطلق على كتلة ما يلزم من بخار الماء لإشباع حجم معين من الهواء فى درجة حرارة معينة «كمية التشبع» . وتختلف كمية التشبع باختلاف درجة الحرارة ، إذ تزداد مقدرة الهواء على التحمل ببخار الماء كلما ارتفعت درجة الحرارة ، وتنقص بانخفاضها . ويطلق على النسبة بين كتلة بخار الماء الذى يحتوى عليه الهواء فعلا وكمية تشبع الهواء فى درجة الحرارة نفسها « الرطوبة النسبية »[١] .

ولما كانت كمية بخار الماء الموجود فى حجم معين من الهواء تتناسب مع الضغط الذى يحدثه هذا البخار ، فإنه يمكن تعريف رطوبة الهواء (ر) بالنسبة بين ضغط بخار الماء الذى يحتوى عليه الهواء (ص) ومنتهى ضغط بخار الماء (صَ) فى نفس درجة الحرارة .

$$ر = \frac{ص}{صَ}$$

وقد يعبر أحيانا عن درجة الرطوبة بنسبة مئوية .

ويطلق على الفرق بين ضغط التشبع وضغط بخار الماء فى الهواء فى نفس درجة الحرارة (صَ — ص) « نقص التشبع »[٢] .

ويعتبر ضغط بخار الماء داخل المسافات البينية والغرف الهوائية بالأوراق النباتية الغضة « ضغط تشبع » . أما ضغط بخار الماء بالهواء الجوى المحيط بالنبات

---

(١) Relative humidity

(٢) Saturation-deficit

فيكون عادة دون ضغط التشبع ، فينتشر البخار المائى من الغرف الهوائية إلى الخارج خلال فتحة الثغر بمعدل يتناسب تناسبا طرديا مع «نقص التشبع» ، وعكسيا مع ص . وعند ماتكون ص = ص (وهذا لا يحدث إلا متى بلغت درجة تحمل الهواء الخارجى بالماء نقطة التشبع) ، فإن انتشار بخار الماء يتوقف توقفاً تاماً .

أى أن معدل النتح يتناسب تناسباً عكسياً مع درجة الرطوبة الجوية .

(٢) درجة الحرارة

كما أنه من الممكن خفض معدل النتح فى درجة حرارة معينة بإنقاص الرطوبة النسبية ، فكذلك يمكن خفض معدل النتح فى درجة رطوبة ثابتة برفع درجة الحرارة، لأن ذلك يؤدى لزيادة ص ، وبالتالى لزيادة « نقص التشبع » . ويحدث العكس تماماً عند خفض درجة الحرارة .

وفضلا عن ذلك ، فإن الأوراق النباتية تسخن بارتفاع درجة الحرارة فتتوافر كمية أكبر من الطاقة الحرارية ، تستنفد (كحرارة كامنة) فى عملية التبخير من جدر الخلايا النائحة .

وهناك بعض ما يدل على أن ارتفاع درجة الحرارة يؤدى إلى تحلل النشا وتغير تركيز الأيون الإيدروجينى بالخلايا الحارسة . على أنه إذا جاوزت درجة الحرارة حداً معيناً (حوالى ٤٠°م) فقد يؤدى هـذا التحلل البالغ إلى زيادة الضغط الأزموزى زيادة كبيرة ، لا يترتب عليها اتساع الفتحة الثغرية اتساعا هائلا فحسب ، بل تفقد الثغور قدرتها على الغلق نهائيا . ولا ريب أن مثل هذه الحالة تودى بحياة النبات .

(٣) التيارات الهوائية

تعمل التيارات على إزاحة الطبقات الهوائية المحملة ببخار الماء ، وعلى الأخص المتاخمة منها لسطوح الأوراق . وتحل محلها طبقات هوائية أكثر جفافاً (أى تقل فيها قيمة ص) ، فيزداد « نقص التشبع » بين الجو الداخلى للورقة والهواء الجوى الخارجى ، ويزداد معدل النتح تبعاً لذلك :

كما تسبب التيارات الهوائية القوية ثنى الأوراق والتواءها ، مما يؤدى إلى طرد الهواء المشبع من الغرف والمسافات الهوائية فى حالة الثنى ، ودخول هواء أكثر جفافاً عند عودة الأوراق الوضع الطبيعى .

(٤) الضوء

فضلا عما للضوء من تأثير فى حركة فتح الثغور ، وبالتالى فى معدل النتح ، فإن الجزء الأكبر من الطاقة الضوئية الممتصة بواسطة المادة الكلوروفيلية الخضراء يتحول إلى طاقة حرارية ، فتميل درجة حرارة الأوراق المضاءة للارتفاع ، وبذلك يزداد معدل النتح . بيد أن الطاقة الضوئية قد تحدث تغييراً فى معدل النتح دون أن تتحول إلى طاقة حرارية ، وذلك بتأثيرها فى نفاذية البروتوبلازم ، مما يؤدى إلى زيادة معدل إمداد جدر الخلايا الناتحة بالماء ، فيرتفع معدل النتح تبعاً لذلك .

وقد أوضحت التجارب العملية أن معدل نتح بعض الأوراق الحية يرتفع (٤٠ ٪ أو أكثر) عند نقلها من ضوء أحمر إلى ضوء أزرق مساو له فى قوة الإضاءة ، وأن هذا المعدل يعود فينخفض عند نقلها ثانياً إلى الضوء الأحمر . أما إذا قتلت الأوراق النباتية (بغليها فى الماء) قبل اختبارها ، فإن نتحها يظل ثابتاً تقريباً فى كلا الضوءين. فدل ذلك على ما للضوء الأزرق من تأثير نوعى فى الخلايا الحية . وليس هذا التأثير حرارياً ، لأن طاقة الأشعة الزرقاء أقل من طاقة الحمراء ، ولكنه ، فيما يبدو ، تأثير فى نفاذية البروتوبلازم الحى (أنظر ص ١٥) .

أما العوامل الداخلية التى تؤثر فى معدل النتح فمنها :

(١) سعة فتحات الثغور

يتأثر معدل النتح الثغرى تبعاً لأى تغيير — فى حدود مجال معين — فى سعة الثقوب الثغرية . وتدل النتائج التى حصل عليها « لوفتفيلد » [١] من بحوثه الكثيرة على أن إنقاص قطر الثقب الثغرى بمقدار ٥٠ — ٧٥ ٪ لا يؤثر كثيراً فى معدل النتح . أما إذا جاوز ضيق الثقب هذا المقدار ، فإن ذلك يؤدى إلى نقص ملحوظ

(١) Loftfield

فى معدل فقد الماء . ويؤخذ من هذه النتائج أن التنظيم الثغرى لعملية النتح يكون قاصرا على الأطوار النهائية لحركة غلق الثغور وعلى الأطوار الابتدائية لحركة فتحها ، حيث يتأثر معدل العملية خلال هذه الأطوار تبعاً لأى تغيير فى سعة الثقوب الثغرية مهما كان هذا التغيير طفيفاً . وفيما عدا ذلك لا يكاد يؤثر إنقاص أو ازدياد سعة الثقوب فى معدل فقد الماء .

ومن الواضح أنه عند ما يكون معدل النتح الثغرى خاضعاً لتغير سعة الفتحات الثغرية ، فإن قطر هذه الفتحات ، وليست مساحتها ، هو الذى يسيطر على معدل انتشار بخار الماء خلالها . ويؤخذ من حساب مقدرة البخار المائى على الانتشار ، بمقتضى « قانون القطر » (١) ، خلال ثغور كثير من الأوراق النباتية أن فى إمكان هذه الأوراق ، ذات الثغور التامة الفتح ، أن تفقد من بخار الماء ما يزيد كثيراً عن القدر الذى تفقده فعلا عن طريق النتح . أى أن السعة الانتشارية للثقوب الثغرية لا تستغل فى الواقع إلى أقصى حدودها الممكنة . وهذا يعزز ماذهب إليه « لوفتفيلد » من عدم تأثر النتح بتغير سعة الثقوب الثغرية متى جاوزت الثقوب منتصف سعتها القصوى .

ولحركة فتح الثغور وغلقها تأثير كبير فى ما يسمى « الميزان المائى » (٢) للنبات ، وهو العلاقة بين ما يمتصه النبات من ماء عن طريق مجموعه الجذرى وما يفقده بطريق النتح من أعضائه الخضرية . ففى أثناء النهار وتحت تأثير الأشعة الشمسية ، يفقد النبات عادة من المـــاء عن طريق النتح أكثر مما تزوده به التربة عن طريق الامتصاص ، ويترتب على ذلك تناقص المحتوى المائى لأنسجة النبات ، أى يكون « الميزان المائى » سالبا . ويؤدى قيام هذه الحال إلى ارتخاء الأعضاء النباتية ، وظهور أعراض الذبول عليها . أما عند غلق الثغور تحت تأثير ظلمة الليل ، فإن النتح الثغرى يتوقف ، ويكون ما يمتصه النبات إذ ذاك من الماء أكثر مما يفقده عن طريق النتح الأدمى ، أى يكون « الميزان المائى » موجبا . فتتاح بذلك للأعضاء

---

(١) Diameter-law

(٢) Water-balance

النباتية ، التي بدأت أو كادت أن تذبل أثناء النهار ، الفرصة لكي تعوض نقص محتواها المائي .

(٢) المحتوى المائي للخلايا الناتحة

من الظواهر الطبيعية المألوفة أن معدل فقد الماء من قطعة مسامية مبللة يتضاءل تدريجيا كلما هبط محتواها المائي ويرجع ذلك إلى أنه في حالة التشبع التام بالماء ، تكون المسام الدقيقة ممتلئة امتلاء تاما بخيوط مائية تتصل نهاياتها الطليقة اتصالا مباشراً بالجو الخارجي ، بل ربما فاض الماء من هذه النهايات على السطح الخارجي . فيكون التبخير إذ ذاك مماثلا تماماً للتبخير من سطح الماء في وعاء يملؤه الماء لحافته . إلا أن اطراد التبخير يؤدي ، شيئاً فشيئا ، إلى انحسار الخيوط المائية الدقيقة داخل المسام ، فتزداد درجة تقعر نهاياتها . ومن الثابت أن الضغط البخاري فوق السطوح المنحنية يختلف عن الضغط البخاري فوق سطح مستو (وهذا مرتبط بارتفاع السوائل في الأنابيب الشعرية) . وتوضح المعادلة التالية توقف الضغط البخاري على انحناء سطح السائل :

$$ص_{نق} = ص_{\infty} + \frac{٢ ت}{نق} \cdot هـ$$

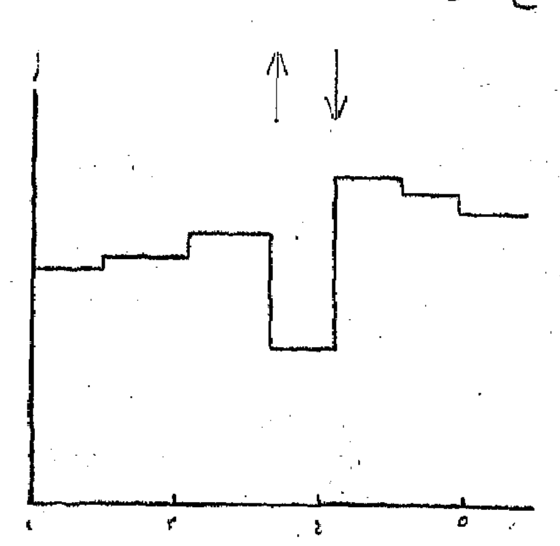
حيث $ص_{نق}$ ضغط التشبع فوق سطح منحن نصف قطره نق ، $ص_{\infty}$ ضغط التشبع فوق سطح مستو نصف قطره ∞ ، ت التوتر السطحي ، هـ ثابت يتوقف على كثافة السائل .

ويؤخذ من هذه المعادلة أنه كلما صغر نصف قطر انحناء سطح السائل كان ضغط التشبع أقل (عندما تكون نهاية سطح السائل مقعرة تكون نق قيمة سالبة) ، وبالتالي كانت عملية التبخير أبطأ .

وتنطبق هذه الظاهرة الطبيعية المحضة على فقد الماء من النبات . ففي حالة تشبع الأنسجة الناتحة بالماء ، تكون مسام الجدر الخلوية الدقيقة ممتلئة امتلاء تاما بخيوط مائية تتصل سطوحها المستوية تقريباً بالجو الداخلي للورقة ، ويكون معدل التبخير عالياً . وعندما يكون معدل النتح مرتفعاً أثناء النهار بحيث يزيد عن معدل إمداد

الأعضاء الناتحة بالماء ، يتناقص المحتوى المائى لخلايا الأنسجة الورقية تدريجيا ، فتنحسر الخيوط المائية داخل المسام الجدارية الدقيقة ، وتزداد درجة تقعر نهاياتها الطليقة ، فينخفض معدل فقد الماء من جدر تلك الخلايا انخفاضاً تدريجيا .

وتعزز التجارب العملية وجود هذه العلاقة بين معدل النتح والمحتوى المائى الأنسجة الناتحة . ففى إحدى التجارب (شكل ١٩) وضع فرع نباتى مورق تحت تأثير تيار هوائى ثابت ، فكان معدل النتح أعلى من معدل الامتصاص . وفى أثناء سير التجربة أوقف التيار الهوائى ، فهبط على الأثر معدل النتح هبوطاً مفاجئاً . واستمر وقف التيار فترة زمنية قصيرة ، زاد خلالها معدل الامتصاص زيادة مؤقتة عن معدل النتح ، وتزايد أثناءها تبعاً لذلك المحتوى المائى لأنسجة الأوراق . وعند إعادة التيار الهوائى عاد معدل النتح فارتفع حتى جاوز القيمة التى كان عليها قبل وقف التيار مباشرة ، أى وقت ما كان المحتوى المائى للأوراق أكثر انخفاضا .



شكل (١٩) — يوضح تأثير المحتوى المائى للأوراق فى معدل النتح . ويمثل السهم المتجه إلى أعلى ↑ وقف التيار الهوائى فى منتصف الساعة الرابعة ، ويمثل الآخر ↓ إعادة إمرار التيار فى الساعة الرابعة مساء .

وهناك بعض ما يدل على أن خفض المحتوى المائى للخلايا الحارسة يؤدى أيضا إلى زيادة تركيز الأيون الإيدروجينى بعصيرها الخلوى ، وإلى ما يصحب ذلك من تحول السكر إلى نشا ، وما قد ينتج عن تناقص الضغط الأزموزى بالخلايا الحارسة من زيادة انتقال الماء منها إلى خلايا البشرة المجاورة .

وكلما اطرد هبوط المحتوى المائى للأعضاء النباتية ، تناقص ضغط امتلاء خلاياها التى تأخذ فى الانقباض ، مما يؤدى آخر الأمر إلى ذبول هذه الأعضاء .

ويتفاوت المدى الذى تصل إليه الخلايا النباتية المنقبضة قبل أن تفقد امتلاءها فقداً تاماً . فبينما تنقبض خلايا النباتات العشبية النامية فى الفضاء بدرجة بالغة ، ويهبط محتواها المائى إلى ٧٠ ٪ تقريبا من قيمته الأصلية قبل فقد امتلائها ، فإن خلايا النباتات المظللة تفقد امتلاءها سريعا إثر تقلصها تقلصاً يسيرا وهبوط محتواها المائى بما لا يزيد عن ٢ - ٣ ٪ . أى أن هذه النباتات أسرع ذبولا من النباتات الأخرى .

ويؤدى استمرار فقد الماء من الخلايا بعد فقد امتلائها إلى انكماش محتوياتها ، وانجذاب جدارها الخلوى مع هذه المحتويات نحو الداخل فيصبح متجعداً [١] . كما قد تؤدى حالات الذبول الشديدة إلى الإضرار بالخلايا ، سيما الحديثة التكوين ، نتيجة لتمزق البروتوبلازم المنكمش وجفافه ، فتتساقط البراعم الزهرية - وقت التزهير - وتضعف الثمار المتكونة ويقل المحصول .

(١) فى الخلية المبلزمة ، تنفصل الكتلة البروتوبلازمية عن الجدار الخلوى وتكون الفجوة التى بينهما ممتلئة بالمحلول الزائد الأزموزية . أما فى الخلية الذابلة فيتابع الجدار انكماش البروتوبلازم مما يؤدى إلى تجعده .

التغذية النباتية

يدخل عدد من العناصر الممتصة في تكوين مركبات الخلية النباتية كالأزوت والكبريت في بناء البروتينات، والفوسفور في البروتينات النووية، والماغنيسيوم في الكلوروفيل، والكالسيوم في الجدر الخلوية.

والواقع أن جزءاً كبيراً من العناصر الممتصة لا يستغل في بناء أجزاء النبات الأساسية وإنما يقوم بأدوار هامة أخرى. فتعمل أملاح بعض العناصر على رفع تركيز العصير الخلوى، وبذلك تزداد مقدرة الخلايا على امتصاص الماء. كما تؤثر هذه الأملاح في قيمة الأس الإيدروجينى للعصير الخلوى، وإن يكن هذا التأثير غير بالغ لأن الأحماض العضوية والمركبات الأخرى الناتجة من عمليات التحول الغذائى بالخلايا إنما هى أكثر تحكماً في قيمته. على أنه قد يكون للأملاح المعدنية أثر في تثبيت قيمة الأس الإيدروجينى، فمن بين المجاميع المثبتة (١) الهامة توجد في النبات مجموعتان هما الفوسفات والكربونات يمتصهما النبات من التربة. وقد تقوم بعض العناصر أو مركباتها بدور العوامل المساعدة في التفاعلات التى تجرى داخل الخلية كالحديد في بناء الكلوروفيل، وكالفوسفات في هدم جزىء الكربوايدرات.

ومن العناصر الممتصة ما هى ضرورية لنمو النبات وقيام أعضائه المختلفة بوظائفها الطبيعية على الوجه الأكمل وتسمى «العناصر الضرورية» (٢) وهى تشمل الكربون والإيدروجين والأوكسوجين والأزوت والكبريت والفوسفور والبوتاسيوم والكالسيوم والماغنيسيوم والحديد. وفى حالة نقص أحد هذه العناصر أو بعضها يتسبب اعتلال في النمو تختلف مظاهره حسب نوع العنصر الناقص.

وللكشف عن أهمية هذه العناصر تزرع النباتات في بيئة مائية، أو رملية، محتوية على جميع العناصر الغذائية ما عدا العنصر الذى يراد الكشف عن أهميته لمقارنتها بنباتات أخرى مزودة بالعناصر كلها. ونورد فيما يلى تركيب

---

(١) Buffers

(٢) Essential elements

« محلول نوب »(١) وهو أحد المحاليل الغذائية الهامة المستعملة فى تجارب التغذية النباتية منذ عام ١٨٦٥ .

نترات الكالسيوم	٠,٨ جم
نترات البوتاسيوم	٠,٢ جم
فوسفات أحادى البوتاسيوم	٠,٢ جم
كبريتات الماغنيسيوم	٠,٢ جم
فوسفات الحديد	أثارة

(تذاب جميعها فى لتر من الماء المقطر)

وقد حضرت المحاليل الغذائية أيضا من أملاح أساسية ثلاثة فقط هى فوسفات أحادى البوتاسيوم ونترات الكالسيوم وكبريتات الماغنيسيوم وأثارة من فوسفات الحديد .

ومن الجلى أنه يتعين إمداد النباتات الخضراء بتركيزات عالية من جميع هذه العناصر إذا استثنينا الحديد ، ولذلك فقد أطلق على مجموعتها « المغذيات الضرورية الكبرى »(٢) .

وقد وجد كثير من الباحثين أن المغذيات الكبرى الشاملة للعناصر الضرورية المتقدم ذكرها فحسب لا تكفى لنمو النبات نمواً حسناً كاملا إلا إذا أضيفت إلى المزرعة الغذائية أثارة ضئيلة من أملاح بعض العناصر الأخرى كالبورون ، والمنجنيز ، والنحاس ، والزنك . على أن المزيد من هذه الأملاح يسبب الضرر أو الموت . وقد أطلق على هذه العناصر « المغذيات الضرورية الصغرى »(٣) . ويسميها البعض « العناصر النادرة أو العناصر قليلة الشيوع » ، لا لندرة وجودها فى التربة ولكن لضآلة القدر الذى يحتاجه النبات منها .

ويبدو أن الأملاح المعدنية التى كانت تستعمل من قبل فى تحضير المزارع المائية لم تكن نقية إلى حد خلوها خلوا تاما من شوائب ملحية ، فضلا عما قد يتسرب إلى

---

(١) Knop's solution
(٢) Necessary macro-nutrients
(٣) Necessary micro-nutrients

محاليلها من آثار ضئيلة من بعض مواد جدر الأوعية الزجاجية أو الخزفية المحتوية عليها ، فأدى ذلك إلى عدم قيد العناصر الغذائية الصغرى فى قائمة العناصر الضرورية . وقد أعار الباحثون فيما بعد هذه الناحية اهتماما بالغا فعمدوا إلى استعمال أملاح منقاة بأحدث الوسائل الكيماوية ، وإلى تغطية جدر أوعية المحاليل الغذائية بطبقة شمعية . فحصلوا على نتائج قيمة دل بعضها على عجز نبات الفول ، مثلا ، عن إكمال دورة حياته عند نموه فى محلول غذائى خال تماما من عنصر البورون . بينما يؤدى تزويد المحلول الغذائى بأثارة ضئيلة من حامض البوريك (من ٠٫١ إلى ٤٠ فى المليون) إلى نمو النبات نمواً طبيعياً كاملا . أما إذا بلغ تركيز الحامض ٢٠٠ فى المليون فإنه يتسبب عن ذلك ضرر الأنسجة .

ولا يبعد أن تكشف البحوث الحديثة القائمة على وسائل أدق عن أهمية عناصر أخرى لنمو النبات ليست الآن فى عداد العناصر الضرورية .

ويبدو أن إمداد النبات بالقدر اللازم من كل عنصر من العناصر الضرورية لا يتعين أن يكون ثابتاً طوال فترة النمو ، فقد يراكم النبات فى أطوار نموه الأولى الأملاح الغذائية تراكما سريعاً ، ثم يستعمل الفائض منها تدريجيا فيما بعد ، وهذا طبعاً بفرض إمكان انتقال الملح فى النبات .

أما بقية العناصر التى يبدو أن النمو الطبيعى للنبات لا يتأثر بوجودها أو غيابها ، والتى يطلق عليها « العناصر غير الضرورية » ، فقد يكون لها تأثير فى اتزان محلول التغذية ، وبالتالى فى امتصاص الضرورى من العناصر الغذائية .

ونورد فيما يلى بعض التراكيب الغذائية الشائعة :

(١)* بو يد٢ فو ا٤ . . . . ٢٫٤٥ جم
كا (ن ا٣)٢ . ٤ يد٢ ا . . . . . . ١٫٢٣ جم
مغ كب ا٤ . ٧ يد٢ ا . . . . . . ٣٫٧٠ جم

(*) Shive's solution as proposed by Loomis & Shull (1937)

تذاب هذه الأملاح مع ٤ أو ٥ ملليجرامات من فوسفات الحديد فى لتر من الماء . وفى حالة استعمال أملاح نقية جداً ، يضاف لكل لتر من هـــذا المحلول الغذائى ، على فترات نصف شهرية ، عشرة سنتيمترات مكعبة من محلول إضافى يحتوى اللتر منه على ٠,٠١٠ جم من كلوريد المنجنيز ، و٠,٠٠٥ جم من كلوريد الزنك و ٠,٠٠٥ جم من حامض البوريك ، و ٠,٠٠١ جم من كلوريد النحاس .

(٢)* بو يد$_2$ فو ا$_4$ . . . . ٠,٠٠٠٢٣ ج

كا (ن ا$_3$)$_2$. ٤ يد$_2$ ا . . . . . ٠,٠٠٠٤٥ ج

مغ كب ا$_4$. ٧ يد$_2$ ا . . . . . ٠,٠٠٠٢٣ ج

(ن يد$_4$)$_2$ كب ا$_4$ . . . . ٠,٠٠٠٠٧ ج

ويضاف لمحلول هذه التركيزات الجزيئية كميات ضئيلة جداً من الحديد (مثل ح كب ا$_4$. ٧ يد$_2$ ا) والبورون (مثل حامض البوريك) والمنجنيز (مثل من كب ا$_4$. ٤ يد$_2$ ا) والزنك (مثل خ كب ا$_4$. ٧ يد$_2$ ا) .

(٣)§ كا (ن ا$_3$)$_2$ . . . . ٠,٨٢١ جم

بو ن ا$_3$ . . . . ٠,٥٠٦ جم

بو يد$_2$ فو ا$_4$ . . . . ٠,١٣٦ جم

مغ كب ا$_4$ . . . . ٠,١٢٠ جم

تذاب هذه الأملاح فى لتر من المـــاء ، ويضاف للمحلول فى فترات منتظمة سنتيمتر مكعب واحد من محلول $\frac{1}{2}$ ٪ من طرطرات الحديد . ويضاف له أيضاً سنتيمتر مكعب من محلول إضـــافى يحتوى على كميات ضئيلة من العناصر الغذائية الصغرى ، التى هى ضرورية أو يحتمل أن تكون ضرورية لنمو النبات . ويحتوى اللتر من هذا المحلول الإضافى على ٠,٠٢٨ جم من

Shive & Robbin's solution (1938) (*)

Hoagland & Snyder (1933) (§)

كلوريد الليثيوم ، و ٠٫٠٠٥٦ جم من كبريتات النحاس المائية (٥ يد$_{٢}$ ا) ، و ٠٫٠٠٥٦ جم من كبريتات الخارصين (الزنك) . و ٠٫٠٦١١ جم من حامض البوريك ، و ٠٫٠٠٥٦ جم من كبريتات الألومينيوم ، و ٠٫٠٠٢٨ جم من كلوريد الاسترانشيوم المائى (٢ يد$_{٢}$ ا) ، و ٠٫٠٣٩٠ جم من كلوريد المنجنيز المائى (٤ يد$_{٢}$ ا)، و ٠٫٠٠٥٦ جم من كبريتات السيليكون المائية (٦ يد$_{٢}$ ا) ، و ٠٫٠٠٥٦ جم من نترات الكوبلت المائية (٦ يد$_{٢}$ ا) ، و ٠٫٠٠٥٦ جم من ثانى أكسيد التيتانيوم ، و ٠٫٠٠٢٨ جم من يوديد البوتاسيوم ، و ٠٫٠٠٢٨ جم من بروميد البوتاسيوم .

(٤)*	ص$_{٢}$ يد فو ا$_{٤}$	٠٫٨٤ جم
	ص ن ا$_{٣}$	٣٫٠٣ جم
	بو$_{٢}$ كب ا$_{٤}$	٠٫٦٢ جم
	كا كل$_{٢}$	٠٫١٢ جم
	مغ كب ا$_{٤}$ ٧ يد$_{٢}$ ا	٠٫٤٢ جم

تضاف هذه الأملاح مع أثارة ضئيلة من كلوريد الحديد وكبريتات المنجنيز إلى كل نحو عشرة أرطال من الرمل النقى عند استعمال مزرعة رملية ، أو تذاب فى حجم من المياه بحيث تكون خواص المحلول الأزموزية وكذلك قيمة أسه الإيدروجينى مناسبة .

وينبغى تهوية المحاليل الغذائية تهوية مستمرة نظراً للانخفاض النسبى فى المحتوى الأكسجينى للأوساط السائلية ، ولاحتمال تراكم ثانى أكسيد الكربون نتيجة للتنفس الجذرى . كما يلزم تجديد هذه المحاليل بانتظام خشية أن يتغير الاتزان الفسيولوجى بين مركباتها . فأيونات المحلول المختلفة لا تمتص بمعدل واحد ، ولا يكون امتصاص الماء متناسبا مع امتصاص الأيونات . هذا وتنتشر بعض أيونات وربما بعض مركبات عضوية من الأنسجة الجذرية إلى المحلول الغذائى . وينبغى كذلك مراعاة احتفاظ مثل هذه المحاليل بتركيز أيون إيدروجينى ثابت وخواص أزموزية مثلى (تقل بوجه عام عن ضغطين جويين) تلائم نوع الأنسجة النامية .

Gregory & Baptiste (1936) (*)

العناصر الضرورية

الكربون

يدخل هذا العنصر باتحاده مع الإيدروجين والأكسجين فى تكوين كثير من المركبات العضوية الهامة كالكربوايدرات والدهون والأحماض الدهنية والمواد الشمعية والزانثوفيل والفلافونات والأنثوسيانين والتانينات وبعض الجلايكوسيدات واللجنين والمواد البكتينية وكثير من الكحولات والإسترات والكيتونات والألدهيدات وغيرها .

ويكوّن الكربون حوالى ٤٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات . والمصدر الوحيد لعنصر الكربون اللازم للنباتات الراقية الخضراء هو ثانى أكسيد الكربون الموجود فى الجو بنسبة ضئيلة تقرب من ٠,٠٠٣ ٪ (٣ أجزاء تقريبا فى ١٠,٠٠٠) .

وقد أوضحت التجارب العملية أن استعمال هذا الغاز كمخصب هوائى - وذلك بزيادة تركيزه فى البيئة الطليقة بما لايجاوز ٠,٠٦ - ٠,٠٩ ٪ تقريباً — يؤدى إلى زيادة واضحة فى نمو كثير من النباتات كالشعير والفول والطماطم والخيار والبطاطس والبنجر وغيرها ، كما يتبين من زيادة محصول هذه النباتات من الحبوب أو الثمار أو الدرنات ، أو من زيادة وزن مادتها الجافة المتكونة .

بيد أن لزيادة تركيز هذا الغاز تأثيراً تخديرياً فى بعض الأنسجة النباتية ، كالبذور النابتة والفواكه المخزونة ، كما يتضح من خفض نشاطها التنفسى . وهذا يؤدى إلى كمون البذور كمونا ثانويا وإلى استطالة حياة الفاكهة المحفوظة . ويستفاد من ذلك عمليا لتلافى سرعة عطب الفاكهة ، كالتفاح ، والخضراوات المختزنة بحفظها فى جو يحتوى على ١٠ ٪ ثانى أكسيد كربون ، ١٠ ٪ أكسجين ، ٨٠ ٪ أزوت .

الإيدروجين

يكوّن الإيدروجين حوالى ٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات ، ومصدره جزىء الماء الممتص من التربة .

الأكسجين

يكون الأكسجين حوالى ٤٥ ٪ من الوزن الجاف للنبات ، ومصدره جزىء الماء الممتص من التربة ، والغاز الموجود على الحالة العنصرية فى الهواء .

الأزوت

يدخل هذا العنصر فى تكوين معظم مركبات المادة البروتوبلازمية ، فيتحد مع الكبريت فى البروتينات ، ومع الفوسفور فى أشباه الدهينات (الليبويدات) والحامض النووى والبروتينات النووية ، ومع الحديد والنحاس فى بعض الإنزيمات كالكاتاليز والأكسيديز على الترتيب ، ومع الماغنيسيوم فى المادة الكلوروفيلية الخضراء . ومن هنا تتضح أهمية هذا العنصر القصوى لبناء البروتوبلازم ، وبالتالى للنمو والنشاط الخضرى والتناسلى للنبات .

وتختلف كمية الأزوت فى الأعضاء المختلفة للنبات الواحد . فقد يكوّن الأزوت أقل من ١ ٪ من الوزن الجاف لبعض الأنسجة ، بينما يكون فى أنسجة أخرى حوالى ١٠ ٪ من وزنها الجاف . وتختلف كمية الأزوت كذلك فى العضو الواحد فى أطوار النمو المختلفة .

ويحصل النبات على مايلزمه من هذا العنصر على هيئة مركبات أزوتية يمتصها من التربة .

ويتسبب عن نقص هذا العنصر فى غذاء النبات تعطيل البناء البروتينى . ومن مظاهر هذا التعطيل ضعف النشاط المرستيمى ضعفا يدل عليه خفض معدل التفريع ومعدل إنتاج الأوراق ، وكذلك خفض المساحة الورقية .

ونظرا لأن بعض مجموعات التأكسد الإنزيمية تتكون من مركبات أزوتية عضوية قد تحتوى أيضا على الكبريت والفوسفور والحديد وربما النحاس ، فإنه

ينشأ عن نقص عنصر الأزوت أو غيره من عناصر هذه المركبات هبوط المقدرة التنفسية ، وبالتالى خفض معدل العمليات الفسيولوجية التى تسيطر عليها الطاقة التنفسية والمتضمنة ، بصفة عامة ، عمليات النمو المختلفة .

وترجع ظاهرة « الاصفرار الفسيولوجى أو أنيميا الاخضرار »(١) بأوراق النبات تحت تأثير النقص الأزوتى إلى أن الأزوت هو ، كما ذكرنا ، أحد مكونات جزىء المادة الكلوروفيلية الخضراء .

الكبريت

يوجد هذا العنصر فى جميع الأنسجة والأعضاء النباتية ، وهو أحد مركبات

الحامض الأمينى « سستين »(٢)

كب . ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك أ أ يد
كب . ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك أ أ يد

الذى يدخل فى تكوين البروتينات .

وتحصل النباتات على معظم كبريتها على صورة كبريتات ممتصة من التربة . إلا أن الكبريت يوجد على صورة مختزلة فى المركبات البروتينية . أما طريقة اختزال أيون الكبريتات فى أنسجة النبات فغير معلومة .

ويسبب توافر الكبريت فى التربة تقوية المجموع الجذرى لكثير من النباتات ، وزيادة تكوين العقد البكتيرية فى البقوليات . وينشأ عن نقص هذا العنصر خفض المحتوى البروتينى للنبات وضعف نمو مجموعه الجذرى . ويتأثر بنقصه كذلك تكوين المادة الكلوروفيلية الخضراء فتقل خضرة الأوراق ، وقد يرجع ذلك إلى الإخلال بنشاط بعض إنزيمات التأكسد التى يدخل عنصر الكبريت فى تكوينها .

وعند انحلال الأنسجة النباتية أو الحيوانية فى التربة ينفصل الكبريت من الجزيئات البروتينية على صورة كبريتيد الإيدروجين . ولهذا المركب تأثير سام ،

---

(١) Chlorosis

(٢) Cystine

مما يجعله غير صالح لامتصـــــاص النبات ما لم تقم بكتيريا خاصة تسمى « بكتيريا الكبريت » (١) بأكسدته إلى كبريتات . وتتم عملية التأكسد فى مرحلتين :

٢ يد$_{٢}$كب + ا$_{٢}$ ← كب$_{٢}$ + ٢ يد$_{٢}$ا + طاقة

كب$_{٢}$ + ٤ ا$_{٢}$ ← ٢ كب ا$_{٤}$ + طاقة

وتستغل البكتيريا الطاقة الكيماوية المنطلقة فى بناء مركباتها العضوية .

الفوسفور

تتراوح كمية هذا العنصر فى النبات بين ٠,٢ ، ٠,٨ ٪ من وزنه الجاف . وتكثر نسبته فى الثمار والبذور عنها فى بقية أجزاء النبات . ويتوافر هذا العنصر بوجه عام فى خلايا الأطراف المرستيمية ، حيث يستنفد بكميات كبيرة فى تكوين الأحماض النووية والبروتينات النووية ـ باتحاد هذه الأحماض مع البروتينات ـ وكذلك بعض مركبات المواد الدهنية ، وبعض مجموعات التأكسد الإنزيمية .

ويحصل النبات على ما يلزمه من الفوسفور على صورة فوسفات ، ويوجد بالصورة المؤكسدة ذاتها فى البروتينات . وتوجد فى النبات إسترات متنوعة لحامض الفوسفوريك مثل « الفايتين ك$_{٦}$ يد$_{٦}$ (ا يد$_{٢}$ فو ا$_{٣}$)$_{٦}$ » (٢) . ويستعمل هذا المركب فى علاج حالات النقص الفوسفورى فى الحيوان .

وتظل نسبة كبيرة من حامض الفوسفوريك على صورة أيونية بالنبات حيث تقوم الأيونات بدور هام فى تنظيم تركيز أيون الإيدروجين بالخلايا . وتعمل الفوسفات « كمرافق إنزيمى » (٣) للمجموعة الزايميزية (٤) ، فيبطل النشاط الإنزيمى لهذه المجموعة عند تجريدها من مرافقها .

ويؤدى نقص عنصر الفوسفور إلى تعطيل عملية البناء البروتينى ، فينخفض المحتوى البروتينى حتى فى الأوراق الحديثة . ثم يتناقص محتواها كلما كبرت ويتراكم الأزوت الأميدى بدرجة بالغة . أما النترات غير العضوية فيكون تركيزها كالمعتاد

---

(١) Sulphur bacteria — (٢) Phytin

(٣) Co-enzyme — (٤) Zymase system

أو فوقه بقليل. ويترتب على تعطيل البناء البروتيني ضعف الانقسام الخلوى وخفض معدل التفريع وإنتاج الأوراق ومساحتها .

ويسبب نقص هذا العنصر أيضا إضعاف نشاط إنزيمات التأكسد والاختزال ، وكذلك إنتاج الكلوروفيل .

وتؤدى إضافة الفوسفات للتربة إلى تنشيط التكوين الجذرى للنبات . ويلجأ الزراعيون لهذه الوسيلة فى إنماء المحاصيل الجذرية كاللفت والجزر والفجل وغيرها .

البوتاسيوم

يوجد هذا العنصر فى سيتوبلازم الخلية وفى الفجوات العصارية . وهو موجود فى جميع خلايا النبات ، إلا أنه يتوافر فى المناطق الحديثة النامية وبخاصة البراعم والأوراق والقمم الجذرية .

وبالرغم من حاجة النبات لكميات محسوسة من البوتاسيوم ، فإن هذا العنصر لا يدخل فى بناء المركبات العضوية الأساسية من الوجهة الفسيولوجية ، بل يوجد غالبا على صورة أملاح غير عضوية أو أملاح لبعض الأحماض العضوية .

ويؤدى نقص هذا العنصر إلى خفض المحتوى البروتينى بأنسجة النبات واحتراق(١) حواف الأوراق وموتها موتاً مبكراً . كما يؤدى إلى تراكم الأحماض الأمينية والأميدات والنترات غير العضوية بالأنسجة .

أما الدور الحقيقى الذى يقوم به هذا العنصر فغامض . وقد ربط البعض بين أعراض النقص البوتاسى السابقة وبين توافر هذا العنصر فى المراكز الفعالة (المناطق النامية والأوراق) للبناء البروتينى ، وخلصوا إلى أن البوتاسيوم يقوم بدور أساسى مباشر فى بناء البروتينات بالنبات .

على أن نتائج بعض البحوث الحديثة توحى بأن هذا العنصر لا يرتبط ارتباطا مباشراً بعملية البناء البروتينى ، لأن المحتوى البروتينى لأوراق النبات ناقص البوتاسيوم يكون عادياً عند بدء تكوينها ، أى مساوياً لمثله فى أوراق نبات التغذية الكاملة .

---

(١) Scorching

وكذلك يكون حجم الأوراق الحديثة ومعدل إنتاجها متماثلين تقريبا فى كامل التغذية وناقص البوتاسيوم . أما تناقص المحتوى البروتينى للأوراق المسنة فربما كان مرجعه أن نقص البوتاسيوم يؤدى ، بطريقة ما ، إلى انحلال البروتوبلازم نفسه ، فيتحلل تبعا لذلك البروتين الموجود أصلا بالأنسجة وتتراكم بها المركبات الأزوتية الأبسط تركيبا .

ويرجح البعض أن الدور الذى يقوم به البوتاسيوم فى النبات إنما هو دور تنظيمى أو دور عامل مساعد .

وقد أوضحت تجارب التغذية أن وفرة البوتاسيوم فى التربة تنشط النمو الخضرى وتسبب زيادة محتوى الأوراق من النشا والكربوايدرات المعقدة .

الكالسيوم

يدخل هذا العنصر فى بناء هيكل النبات ، إذ أن الصفيحة الوسطية للجدر الخلوية يدخل فى تركيبها مادة أساسية هى « بكتات الكالسيوم » .

ويتوقف احتفاظ الصفيحة الوسطية بكيانها على كمية أيونات الكالسيوم فى بيئة النبات الخارجية ، بحيث إذا انخفض تركيز هذه الأيونات عن حد معين فلا مندى عن حدوث تبادل أيونى تكون نتيجته إحلال كاتيونات أحد العناصر الأخرى المتوافرة محل كاتيونات الكالسيوم فى الصفيحة الوسطية . ونظرا لأن جميع العناصر الأخرى (إذا استثنينا الماغنيسيوم) تكون بكتات قابلة للذوبان فى الماء ، فإن الصفيحة الوسطية لا تلبث أن تتلاشى شيئا فشيئا ، مما يؤدى إلى فقد الخلايا لمحتوياتها وتفكك خلايا الأنسجة بعضها من بعض . أما الخلايا المتكونة حديثا فتكون عارية أو غير تامة الجدر .

والمعتقد أيضا أن الكالسيوم يقوم بدور هام فى ترسيب الأحماض المتكونة داخل الأنسجة النباتية كمنتجات إضافية لعمليات التحول الكربوايدراتى والبروتينى (مثل الأكساليك والخليك والسكسنيك والفورميك) فلا تتراكم مثل هذه الأحماض بتركيزات قد تضر بحيوية الأنسجة ، أو تعطل إنتاج البروتين أو تعوق عمل بعض الإنزيمات .

ولأيونات هـــذا العنصر آثار واضحة فى نفاذية الأغشية البروتوبلازمية (راجع ص ١٩).

الماغنيسيوم

نظراً لدخول هذا العنصر فى تركيب جزىء الكلوروفيل، فإن وجوده ضرورى لاخضرار النبات. ويسبب نقصه ظاهرة «أنيميا الاخضرار».

ومن المعتقد أن لهذا العنصر علاقة بتكوين الزيوت والبروتينات النووية بالخلية النباتية، وأنه يقوم بوظيفة «حامل الفوسفات»(١) فى هذه العمليات. فمركبات الماغنيسيوم تتجزأ بسهولة وبذلك يسهل انفصال الأنيونات منها. ويستند هـــذا الاعتقاد إلى توافر عنصر الماغنيسيوم فى القمة النامية بالجذر والساق حيث يتم بناء المادة البروتوبلازمية التى يدخل الفوسفور فى تكوين بعض بروتيناتها وفى بعض مركباتها الدهنية. كما يستند أيضاً إلى زيادة نسبة الماغنيسيوم فى البذور الزيتية، كبذرة القطن، إلى مايقرب من ثلاثة أضعاف نسبته فى البذور النشوية كالحبوب. وقد لوحظ أن خيوط الطحلب «فوشيريا»(٢) تعجز عند نموها فى محلول غذائى خال من هذا العنصر عن تكوين قطرات زيتية كالتى يشاهد وجودها بخلايا الخيوط النامية فى محلول غذائى كامل.

وتقوم أيونات هذا العنصر بوظيفة عامل مساعد فى عمليات الانشقاق الزايميزى، حيث توجد هذه الأيونات بحالة طليقة بعد تمام الانشقاق.

الحديد

يدخل الحديد فى تكوين بعض مجموعات التأكسد الإنزيمية، ولذلك يؤدى نقص هذا العنصر إلى إضعاف المقدرة التنفسية للأنسجة، وبالتالى لمعدل جميع العمليات الفسيولوجية المرتبطة بطاقة التنفس. ولعل هذا هو السبب فى ضرورة الحديد لإنتاج الكلوروفيل، إذ بدونه لا يخضر النبات، مع ملاحظة عدم دخول هذا العنصر فى تكوين جزىء الكلوروفيل. ويعتقد البعض أن الحديد يعمل كعامل مساعد نظراً لحاجة النبات إلى القليل فقط من هذا العنصر.

---

(١) Carrier of phosphate

(٢) *Vaucheria*

ويعتبر الحديد أقل العناصر حركة داخل النبات . فمتى وصل إلى نسيج ما فلا يكاد ينتقل منه شيء يذكر إلى نسيج آخر . وإذا نقل النبات المزود بالحديد إلى مزرعة خالية من هذا العنصر ، شوهدت « أنيميا الاخضرار » بوضوح تام فى أوراقه المتكونة فيما بعد ، والتى لا تلبث أن تذوى . بينما يتأخر موت أوراقه القديمة التى تظل محتفظة بلونها الأخضر المعتاد . وهذا عكس ما يشاهد فى حالات نقص العناصر الضرورية الأخرى كالفوسفور والأزوت مثلا ، حيث تذوى الأوراق السفلية وتكون أعلى الأوراق هى آخر ما يلحقها الفناء من أجزاء النبات .

البورون

أوضح الكثيرون ضرورة هذا العنصر بتركيزات ضئيلة (أنظر ص ٩٠) لعدد من النباتات (منها الفول ، والشعير ، والقمح ، والبطيخ ، والخردل ، والكتان ، والخروع ، والقطن ، والطماطم ، والدخان ، وعباد الشمس ، والبسلة ، والبنجر ، والقصب ، والموالح ، والخس) مما يرجح أنه ضرورى لجميع النباتات الخضراء .

أما الدور الذى يقوم به عنصر البورون فغير معلوم ، إلا أن غياب هذا العنصر يؤثر فى الأنسجة النباتية وبخاصة المرستيمية فيسبب اسمرارها وتفككها ثم فناءها ، أو تضخمها ونموها نمواً غير طبيعى . كما يؤثر نقصه فى تكوين العقد البكتيرية بجذور البقوليات ، فيقل عددها ويصغر حجمها وتضعف قدرتها على تثبيت الأزوت .

المنجنيز

يستفاد من مصادر البحث المتعددة أن هذا العنصر ضرورى لكثير من أنواع النباتات وبخاصة البقوليات ، مما يحمل على اعتباره ضرورياً لجميع النباتات .

والمظنون أن هذا العنصر يقوم بدور فى عمليات التأكسد والاختزال ، إما بتأثيره فى نشاط « مجموعة الأكسيديز » (١) ، وإما بقيام مركباته بوظيفة المرافق

---

(١) Oxidase system

الإنزيمى لهذه المجموعة . ويتجه الظن بالبعض إلى أن مجموعة الأكسيديز هى مركبات منجنيزية .

وللمنجنيز علاقة بإنتاج الكلوروفيل ، ومن ثم بعملية التمثيل الكربونى . لأنه يتسبب عن نقص هذا العنصر ظهور أنيميا الاخضرار فى النبات ، وهبوط محتواه السكرى ووزنه الجاف .

ومركبات هذا العنصر سامة للأنسجة النباتية إلا فى التركيزات الجد منخفضة .

النحاس والزنك (الخارصين)

أوضحت بعض البحوث ضرورة هذين العنصرين لبعض أنواع النباتات كالشعير وعباد الشمس . إلا أن هذه البحوث ليست من الوفرة بحيث يجوز أن يرتب عليها نتائج عامة ، وإن تكن تدل مقدماً على إمكان إثبات ضرورة هذين العنصرين لجميع النباتات .

الانزيمـــات

يتوقف إتمام التفاعلات الكيماوية المختلفة التي تحدث داخل الخلايا الحية على وجود مركبات عضوية معقدة يفرزها السيتوبلازم تسمى « الإنزيمات »

وفي المعمل ، يلزم لتحليل أو أكسدة بعض المواد كالدهون والبروتينات استعمال أحماض أوقلويات مركزة . أو عوامل مؤكسدة قوية ، وفي درجات حرارة مرتفعة . أما الخلية الحية في مقدورها أن تؤدي هذه التفاعلات بسرعة فائقة في وسط متعادل تقريباً وفي درجة حرارة معتدلة بمساعدة الإنزيمات .

والإنزيمات ، كغيرها من العوامل المساعدة ، تغير معدل التفاعلات الكيماوية دون أن يلحقها هي بالذات تغير دائم . فهي لا تدخل مطلقاً في تكوين المنتجات النهائية ، وكميتها ثابتة قبل وبعد التفاعل ، وكذلك معدل نشاطها ما لم يكن لأحد المنتجات النهائية تأثير في هذا النشاط .

والإنزيمات ، كالعوامل المساعدة الأخرى ، لا تبدأ تفاعلات كيماوية ، وإنما تؤدي إلى الإسراع فقط بالتفاعلات الجارية بمعدل بطيء . على أن العوامل المساعدة قد تعمل في كثير من التفاعلات التي لا يمكن الإيضاح بصفة قاطعة أنها تجرى فعلا في غياب هذه العوامل . ومع ذلك فقد يفترض في مثل هذه الحالات أن التفاعل جار فعلا ولكن بمعدل بطيء ليس من الممكن قياسه ، وإن يكن العامل المساعد أو الإنزيم يبدأ ، من الوجهة العملية الواقعية ، مثل هذا التفاعل .

الطبيعة الكيماوية للإنزيمات وطبيعة عملها

يتعذر الحصول على الإنزيمات بحالة نقية نظراً لارتباط جزيئاتها ارتباطاً وثيقاً بجزيئات مركبات أخرى بفعل قوى التجمع السطحي للدقائق الإنزيمية الغروية .

وقد أمكن ، أخيراً ، الحصول على بعض الإنزيمات على صورة بللورية ، كإنزيم « اليوريز »(١) و « الببسين »(٢) وغيرهما . ولهذه المستحضرات الإنزيمية البللورية خواص بروتينية ، مما يوحي إيحاء قويا بأن الإنزيمات ذات طبيعة

(١) Urease

(٢) Pepsin

بروتينية . ومما يعزز ذلك أنه إذا تأثر الجزء البروتيني من إنزيم « الببسين » بفعل القلويات انخفض نشاط الإنزيم انخفاضاً متكافئاً مع هذا التأثر . وإذا جعل الوسط القلوى حامضياً زال التأثر السابق بمضى الوقت ، وصحب ذلك استعادة الإنزيم لنشاطه .

على أن الحصول على بللورات بروتينية من المستخلصات الإنزيمية ليس فى حد ذاته دليلا كافياً على وجود مادة واحدة ، فالإنزيمات المتبلورة قد تتركب من اثنين أو أكثر من البروتينات .

ويؤخذ من تقارير متعددة أن مستحضرات بعض الإنزيمات الأخرى ، «كالسوكريز »(١) و « الليبيز »(٢) وغيرهما ، خالية من البروتين .

ويتوقف نشاط بعض الإنزيمات على وجود « مجموعة غير بروتينية » إلى جانب جزئها أو أجزائها البروتينية . أى تكون مثل هذه الإنزيمات « بروتينات تزاوجية »(٣) ، وقد يطلق عليها أحياناً « بروتيدات »(٤) . فبعض مركبات الحديد تمثل الأجزاء غير البروتينية فى إنزيمات « الأكسيديز السيتوكرومية »(٥) و « الكاتاليز »(٦) و « البيروكسيديز »(٧) . كما وجدت مركبات النحاس العضوية فى « الأكسيديز البوليفينولية »(٨) ، ومركبات فوسفاتية فى « الديهيدريز »(٩) . وقد أمكن تحضير بعض هذه المجموعات صناعياً وبحالة نقية فى المعمل ، أما الأجزاء البروتينية من الإنزيمات فلم تحضر بعد من عناصرها . ومتى اهتدى الكيماويون لذلك ، فيمكن القول حينذاك — وحينذاك فقط — بأن فى الإمكان بناء الإنزيمات .

ويجب أن يلاحظ أن بعض المجموعات غير البروتينية لهذه البروتينات التزاوجية الفعالة قد وصفت بأنها « مرافقات إنزيمية »(١٠) . وما المرافق الإنزيمى إلا مركب عضوى بللورى يشترك فى تكوين مجموعة إنزيمية معقدة ، ووجوده ضرورى لنشاط هذه المجموعة .

---

(١) Sucrase
(٢) Lipase
(٣) Conjugate protein
(٤) Proteid
(٥) Cytochrome oxidase
(٦) Catalase
(٧) Peroxidase
(٨) Polyphenol oxidase
(٩) Dehydrase
(١٠) Co-enzymes

ويطلق البعض على المجموعة الإنزيمية الكاملة «الإنزيم التام أو هولوإنزيم»(١) وعلى جزئيها «الإنزيم المجرّد أو آبوإنزيم» (٢) و «المرافق الإنزيمي أو كوإنزيم». وفضـــلا عن ذلك فإن مركبات غير عضوية قد تكون ضرورية كذلك لاستكمال النشاط الإنزيمي، كالفوسفات وأملاح الماغنيسيوم مثلا فهي ضرورية لنشاط «مجموعة الزايميز» على الوجه الأكمل.

ومن الواضح أنه إذا تأثر تركيب أحد مكوّنيْ الإنزيم (الإنزيم المجرد والمرافق)، فإن ذلك يؤدى إلى تعطيل الإنزيم تعطيلا جزئياً أو كلياً.

وعلى الرغم من أن التركيب الكيماوى للإنزيمات غير معلوم، فقد أمكن تقدير أوزانها الجزيئية (مع شيء من التجاوز عند استعمال هذا التعبير لأنه لم يقطع بعد بأن الإنزيمات مركبات كيماوية فردية) بطرق طبيعية، كتقدير معدل انتشار الإنزيم ومقارنته بمعدل انتشار مواد أخرى معلومة الوزن الجزيئي. ويؤخذ من نتائج هذه التقديرات أن الأوزان الجزيئية للإنزيمات عالية جداً (٣٦,٠٠٠ للببسين، ٢٦٠,٠٠٠ للكاتاليز مثلا). وهي تقرب من أوزان بعض البروتينات وعديدات التسكر. ومن أجل ذلك فإن الإنزيمات تكوّن عند خلطها بالسوائل محاليل غروية.

ويعتقد أن التفاعلات الإنزيمية إنما تحدث على سطوح دقائق الإنزيم الغروية حيث تتجمع جزيئات مادة أو مواد التفاعل بفعل قوى التجمع السطحى.

إلا أنه يجب عدم إغفال القوى الكيماوية التي تسيطر على فعل الإنزيم. فلسطح الإنزيم كله، أو لبعض مساحات منه، قوى تجاذبية كبيرة نحو مادة أو مواد التفاعل، كما أن للإنزيم القدرة على إحداث تغيير فيها. فالإنزيم يتحد بمادة تفاعله اتحاداً كيماوياً مؤقتاً لا يلبث أن ينحل بعد إحداث تغيير في مادة التفاعل، وينطلق الإنزيم لكى يتحد من جديد مع جزء آخر من مادة التفاعل مسببا تنشيطه. أما منتجات التفاعل فقد تكون قابليتها للإنزيم قليلة، مما يؤدى إلى انتشارها من سطح الإنزيم أولا بأول مفسحة الطريق لغيرها من جزيئات مادة التفاعل.

---

(١) Holo-enzyme

(٢) Apo-enzyme

ومما يعزز حدوث هذا الاتحاد الفعلى بين الإنزيم ومادة التفاعل ما يأتى :

(١) إذا خلط إنزيم بمادة تفاعله ، ثم رشح خليطهما خلال مرشح منفذ لكل منهما على انفراد ، فإن المادة الفعالة فى هذا الخليط لا تمر خلال المرشح .

(٢) ينحصر فعل كل إنزيم إما على مركب واحد (وهذا نادر) ، وإما على مجموعة من المركبات المختلفة التى تشترك فى نوع معين من الترابط الكيماوى . فإنزيم الكاتالين لا يؤثر إلا فى مركب واحد هو فوق أكسيد الإيدروچين . أما « البروتيين » [١] فيحلل جميع المواد البروتينية ، كما يحلل « الأميلين » [٢] جميع النشويات ، و« الليبين » جميع الدهون والمركبات الأخرى ذات الرابطة الإسترية[٣]. ويطلق على هذه العلاقة الحصرية بين الإنزيم والمادة أو طائفة المواد التى يؤثر فيها « نوعية أو إخصائية الإنزيمات »[٤]. وهى ترجع بلا ريب إلى التكوين الجزيئى المميز لجزيئات مادة التفاعل .

(٣) لايتم تحلل ثنائى الببتيد بفعل إنزيم « الدايببتيديز » [٥] إذا اتحدت مجموعة الببتيد الأمينية الطليقة بأس خلى (أسيتيل) [٦] . أما إذا ربطت المجموعة الكربوكسيلية الطليقة برابطة إسترية ، فإن التحلل يتم كالمعتاد . وهذا يدل على اتحاد الإنزيم بمجموعة الببتيد الأمينية وعدم اتحاده بالمجموعة الكربوكسيلية .

بعض العوامل التى تؤثر فى النشاط الإنزيمى

(١) الحرارة

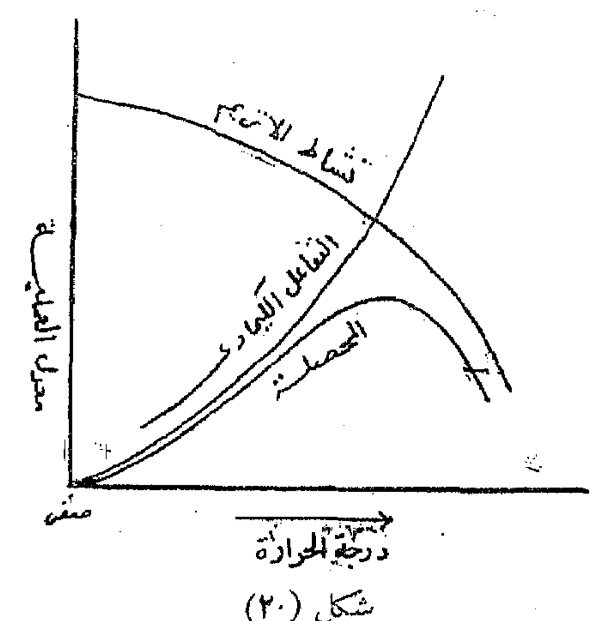
تتأثر الإنزيمات تأثراً ضاراً بالحرارة ، فيفتر نشاط الإنزيم كلما ارتفعت درجة الحرارة ، ويكون هذا الفتور قليلا وعكسيا فى مجال حرارى معتدل . أما إذا جاوزت درجة الحرارة حداً معيناً (٥٠° — ٦٠° م) ، فإن الإنزيم يفقد ، بحالة غير عكسية ، نشاطه سريعاً . ويتلاشى النشاط الإنزيمى نهائيا عادة عند درجة ١٠٠° م . ويعزى ذلك إلى تغير طبيعة الإنزيم الغروية تغيراً ربما كان سببه تجمع الدقائق الإنزيمية وتكتلها .

---

(١) Protease (٢) Amylase (٣) Ester linkage

(٤) Specificity of enzymes (٥) Dipeptidase (٦) Acetyl

وفى الوقت ذاته يتزايد معدل التفاعل الكيماوى الذى ينشطه الإنزيم — كأى تفاعل كيماوى آخر سواء أوجد عامل مساعد أم لم يوجد — ويتضاعف لكل ارتفاع فى درجة الحرارة قدره ١٠° م . وفى المجال الحرارى المعتدل تسود هذه الزيادة على فتور النشاط الإنزيمى ، وبذلك يرتفع معدل العملية جميعها تبعا لأى ارتفاع فى درجة الحرارة . أما فى الدرجات الحرارية العالية فيكون تدهور النشاط الإنزيمى بالحرارة أقوى نسبيا ، فيؤدى ذلك إلى خفض معدل العملية جميعها . ويمكن إيضاح هذه العلاقة بالمنحنيات كما فى شكل (٢٠) .



شكل (٢٠)

ويطلق على الدرجة الحرارية التى يتوازن عندها هذان التأثيران المتضادان الدرجة الحرارية المثلى[1]. وهى ليست ثابتة حتى فى الإنزيم الواحد ، بل تختلف حسب ظروف التجربة . كما تتوقف كثيرا على العامل الزمنى ، فقد لا يؤدى التعرض فترة قصيرة لدرجة حرارة عالية إلى إضعاف النشاط الإنزيمى بالقدر الذى يسببه التعرض فترة أطول لدرجة حرارة أوطأ . أى أنه كلما استطال وقت التجربة كانت الدرجة المثلى أوطأ . وهى تتراوح عادة بين ٣٥ ، ٤٥° م .

وتفقد الإنزيمات نشاطها فى الدرجات الحرارية الجد منخفضة ، إلا أنها تستعيد هذا النشاط عند إعادة رفع درجة الحرارة .

(٢) الأس الإيدروجينى

يتوقف النشاط الإنزيمى إلى حد كبير على قيمة الأس الإيدروجينى لوسط التفاعل ، إذ يشترط لتمام نشاط بعض الإنزيمات أن يكون الوسط حامضيا ، بينما يشترط لنشاط بعضها الآخر أن يكون قلويا . وقد يضعف النشاط الإنزيمى أو ينهار انهيارا تاما فى تركيزات أيون الإيدروجين غير الملائمة .

---

(١) Optimum temperature

ولا ريب أن التركيز أيون الإيدروجين تأثيرا فى درجة انتشار مركبات الإنزيم (البروتينات مثلا) التى من طبيعتها أن تتصرف تصرفا مزدوجا (كأحماض أو كقلويات — انظر ص ١٢٤) . كما أنه من الممكن حدوث تغير كيماوى فى مراكز الإنزيم الفعالة عند ما يفقد الإنزيم نشاطه نهائيا ، وبحالة غير عكسية ، فى أوساط شديدة الحموضة أو القلوية

(٣) المخدرات والسموم

قد يفتر نشاط الإنزيمات أو ينعدم نهائيا فى وجود بعض المخدرات (كالفينيل يوريثين)[١] أو القليل من السموم غير العضوية . ولعل ذلك راجع إما إلى تجمع جزيئات بعض هذه المواد على سطح الإنزيم ، محتلة مراكزه الفعالة ، مما يؤدى إلى نبذ جزيئات مادة التفاعل ، وإما إلى اتحاد جزيئاتها اتحاداً كيماوياً بهذه المراكز الإنزيمية الفعالة، كما يحدث عند معاملة إنزيمات التأكسد المحتوية على الحديد بسيانيد الإيدروجين أو كبريتيد الإيدروجين . وقد تعمل بعض السموم غير العضوية ، مثل كلوريد الزئبق ، على ترسيب دقائق الإنزيم المنتشرة .

تقسيم الإنزيمات

لما كانت الرموز الكيماوية للإنزيمات لاتزال على وجه العموم مجهولة ، فلا يمكن إذن تقسيم الإنزيمات على أساس تركيبها ، وإنما تقسم حسب طبيعة العمل الذى تقوم به إلى المجموعات التالية :

(الأولى) إنزيمات الهضم أو الإنزيمات المحالة المكثفة (هيدروليزات)[٢] .

(الثانية) إنزيمات التأكسد والاختزال .

(الثالثة) إنزيمات الاختمار .

---

(١) Phenyl urethane

(٢) Hydrolases

إنزيمات الهضم

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التى تساعد التحلل المائى للمركبات . وتقسم هذه المجموعة حسب نوع مواد التفاعل التى تؤثر فيها الإنزيمات إلى أقسام ، يشتق اسم كل منها بإضافة المقطع الأخير (يز) إلى اسم مادة أو مجموعة مواد التفاعل ، وهى :

(١) الكربوهيدريزات [١] .

وهى طائفة الإنزيمات التى تساعد التحلل المائى للمواد الكربوايدراتية وتشمل :

ا — البوليزات [٢] . وهى تساعد التحلل المائى للكربوايدرات عديدات التسكر ، ومن أمثلتها :

« أميليزات أو دياستيزات » [٣] وهى تساعد تحلل النشا إلى دكسترينات ومولتوز . وهى موجودة فى جميع الخلايا الحية المحتوية على النشا .

« سيليوليز » [٤] ويحلل هذا الإنزيم السيليلوز إلى جلوكوز .

« إنيوليز » [٥] وهو يحلل الإنيولين إلى فركتوز . ويوجد هذا الإنزيم فى بعض الأنسجة النباتية المحتوية على الإنيولين كدرنات الطرطوفة .

ب — الجلايكوسيديزات [٦] . وهى تساعد على حل الروابط الجلايكوسيدية فى ثنائيات وثلاثيات التسكر . ومن أمثلتها :

« مولتيز » [٧] ويحلل هذا الإنزيم سكر المولتوز إلى جلوكوز ، وهو موجود فى خلايا النباتات الراقية حيث توجد « الأميليزات » . ولا بد أن يكون هذا الإنزيم موفور النشاط لأن سكر المولتوز لا يوجد فى النبات بحالة طليقة أبداً .

« إمالسين » [٨] وهو موجود فى اللوز ، ويحلل كثيراً من الجلايكوسيدات

---

(١) Carbohydrases

(٢) Polyases

(٣) Amylases or diastases

(٤) Cellulase

(٥) Inulase

(٦) Glycosidases

(٧) Maltase

(٨) Emulsin

كالأميجـــدالين(١) . ويتركب « الإمالسين » فى الواقع من إنزيمين ، أحدهما « الأميجداليز »(٢) الذى يحلل الأميجدالين إلى جلوكوز وپرونيزين(٣). وأما الآخر فهو « پرونيز »(٤) الذى يحلل المركب الأخير إلى جلوكوز وبنزالدهيد وسيانيد الإيدروچين .

ك٦ يد١١ ا٥ - ا - ك٦ يد١٠ ا٤ - ا - ك٦ يد٥ ك يد ك ن + يد٢ ا ←(أميجداليز)

ك٦ يد١٢ ا٦ + ك٦ يد١١ ا٥ - ا - ك٦ يد٥ ك يد ك ن
(پرونيزين)

ك٦ يد١١ ا٥ - ا - ك٦ يد٥ ك يد ك ن + يد٢ ا ←(پرونيز)

ك٦ يد١٢ ا٦ + ك٦ يد٥ . ك يد ا + يد ك ن
(بنزالدهيد)

« إنفرتيز أو سوكريز أو ساكاريز »(٥) ويحلل هذا الإنزيم سكر القصب إلى جلوكوز وفركتوز . ويلاحظ أن سكر القصب « يمينى الدورة »(٦) بالنسبة للضوء المقطب(٧) . أما خليط ناتجى التحلل « فيسارى الدورة »(٨) لأن دورة الجلوكوز اليمينية أقل من دورة الفركتوز اليسارية . ونظراً لتغير الدورة فقد أطلق على هذا الخليط « سكر مقلوب »(٩) ، كما وصف التحلل « بالانقلاب »(١٠) ، وسمى الإنزيم « إنزيم الانقلاب أو إنفرتيز » .

ويعمل هذا الإنزيم أيضاً فى ثلاثيات التسكر المحتوية على نفس الرابطة الموجودة بين الجلوكوز والفركتوز فى سكر القصب . فالرافينوز ، مثلا ، يتحلل إلى ميليبيوز (أصل جلوكوزى - ا - أصل جالاكتوزى) وفركتوز .

ويوجد هذا الإنزيم فى فطر الخميرة وفى خلايا أنسجة النباتات الراقية .

---

(١) Amygdalin (٢) Amygdalase

(٣) Prunasin (٤) Prunase

(٥) Invertase, sucrase or saccharase

(٦) Dextro-rotatory (٧) Polarised light

(٨) Lævo-rotatory (٩) Invert-sugar

(١٠) Inversion

(٢) الإنزيمات البروتيوليتية (١) .

وهى طائفة الإنزيمات التى تساهم فى التحلل المائى للبروتينات ، وتسبب حل الرابطة الببتيدية وإطلاق المجموعتين الأمينية والكاربوكسيلية ، وتشمل :

أ ــ البروتييزات ــ وهى تحلل البروتينات إلى عديدات الببتيد ، وتوجد فى البذور والأوراق النباتية الخضراء .

ب ــ الببتيديزات ــ وهى تحلل الببتيدات إلى أحماض أمينية ، وتوجد حيث توجد البروتييزات .

(٣) الأميديزات والأمينيزات (٢)

وهى طائفة الإنزيمات التى تساعد التحلل المائى للأميدات أو الأحماض الأمينية مع فصل مجموعاتها الأمينية ، ومن أمثلتها :

« يوريز » ويحلل هذا الإنزيم اليوريا إلى ثانى أكسيد كربون وأمونيا ، وهو واسع الانتشار فى الأنسجة النباتية .

يوريا (كارباميد): ك ا (ن يد$_2$)(ن يد$_2$) + يد$_2$ ا ——يوريز——> ك ا$_2$ + ٢ ن يد$_3$

« أسباراجينيز »(٣) وهو يحلل الأسباراجين إلى حامض أسبارطى وأمونيا

ك يد$_2$. ك ا ا يد
|
ك يد (ن يد$_2$) . ك ا (ن يد$_2$)
أسباراجين

+ يد$_2$ ا ——أسباراجينيز——>

ك يد$_2$. ك ا ا يد
|
ك يد (ن يد$_2$) . ك ا ا يد
حامض أسبارطى

+ ن يد$_3$

(٤) الإستريزات (٤) .

وهى طائفة الإنزيمات التى تساعد التحلل المائى للمواد المحتوية على رابطة

---

(١) Proteolytic enzymes — (٢) Amidases & aminases

(٣) Asparaginase — (٤) Esterases

إسترية مع إطلاق الأحماض والكحولات ، ومن أمثلتها :

« ليبيز » ويحلل هذا الإنزيم الدهون إلى أحماض دهنية وجلسرين . وهو موجود فى البذور المحتوية على مواد زيتية كبذور الخروع .

« كلوروفيلّيز » [١] وهو موجود فى الأوراق الخضراء ويحلل الكلوروفيل إلى كلوروفيلّيد وفيتول [٢] (كحول الفيتيل) .

(ك٣٢ يد٣٠ ا ن٤ مغ) (ك ا ا ك يد٣) (ك ا ا ك٢٠ يد٣٩) + يد٢ ا ——كلوروفيليز——←

(ك٣٢ يد٣٠ ا ن٤ مغ) (ك ا ا ك يد٣) (ك ا ا يد) + ك٢٠ يد٣٩ ا يد

كلوروفيليد — فيتول

« فوسفوريليز » [٣] وهو يساعد التحلل المائى لإسترفوسفات الهكسوز إلى سكر هكسوز وحامض الفوسفوريك .

ك٦ يد١٠ ا٤ (يد٢ فو ا٤)٢ + ٢ يد٢ ا ——فوسفوريليز——← ك٦ يد١٢ ا٦ + ٢ يد٣ فو ا٤

وقد يؤثر الفوسفوريليز فى فوسفات عضوية أخرى كالفايتين والنيوكليوتيدات.

وكما تساعد إنزيمات الهضم المتقدمة التحلل المائى للمواد المعقدة إلى مركباتها البسيطة فإنها تساعد كذلك ، تحت ظروف معينة ، تكاثف المركبات البسيطة إلى مواد معقدة . فقد نجح « كروفت هيل » [٤] منذ عام ١٨٩٨ فى بناء المولتوز بمساعدة « مولتيز » من محلول مركز من الجلوكوز . كما نجح غيره فيما بعد فى بناء الدهون من الإسترات بواسطة « الليبيز » .

إنزيمات التأكسد والاختزال

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التى تساعد أكسدة بعض المواد واختزال بعضها الآخر ، فكل عملية تأكسد تكون مصحوبة بعملية اختزال . **وتنطوى عملية** التأكسد على فقد الاليكترونات السالبة من المادة المؤكسَدة ، وانتقالها إلى العامل المؤكسِد الذى يختزل فى الوقت ذاته .

---

(١) Chlorophyllase

(٢) Chlorophyllid & phytol

(٣) Phosphorylase

(٤) Croft-Hill

ومن أمثلة هذه الإنزيمات :

« بيروكسيديز » يعمل هذا الإنزيم على تنشيط فوق أكسيد الإيدورجين ، ويسبب فصل الأكسجين منه على الحالة الذرية النشطة ، مما يقوى كثيراً مفعول هذا المركب كعامل مؤكسد . فإذا أضيف فوق الأكسيد إلى إحدى المركبات الفينولية مثل الجواياكم (١) ، فإن هذا الأخير لا يتأكسد . أما إذا أضيف للخليط مستخلص البيروكسيديز ، فإن لون الجواياكم لا يلبث أن يتحول إلى الزرقة نتيجة لأكسدته . وليس فى مقدور الأنسجة النباتية (جذر الفجل مثلا) المحتوية على البيروكسيديز أن تؤكسد الجواياكم إلا فى وجود فوق الأكسيد .

والجزء غير البروتينى من هذا الإنزيم هو فى الغالب مركب حديدى (هيماتين) (٢) .

« مجموعة الأكسيديز » تقوم هذه المجموعة بأكسدة بعض المواد فى وجود أكسجين الهواء الجوى . وإذا عرضت الأنسجة النباتية المحتوية على هذه المجموعة ، كأوراق بعض أنواع فصيلة المشمش أو البطاطس ، للهواء فإنها تتلون بلون بنى ، أو تسود تدريجيا نتيجة لأكسدة بعض المركبات الفينولية الذائبة فى العصير الخلوى . وفى استطاعة مثل هذه الأنسجة أن تؤكسد الجواياكم مباشرة ، أى دون حاجة لإضافة فوق أكسيد الإيدروجين كما فى حالة الأنسجة المحتوية على البيروكسيديز .

وقد أمكن استخلاص مجموعة الأكسيديز من درنات البطاطس . واتضح أنها بروتيد نحاسى ، وأن نشاطها مرتبط بوجود النحاس ، بحيث إذا خلت منه خلواً تاماً فإنها تكون غير فعالة .

ويبدو أن هذه المجموعة تتركب من إنزيمين « الأكسجينيز (٣) والبيروكسيديز » . أما الأول فإنه ينشط الأكسجين الجزيئى ويجعله قابلا للاتحاد بالإيدروجين المستخلص من بعض المركبات الموجودة بالخلية ، كالكاتيكول (٤) ، فيتكون

---

(١) Guaiacum (٢) Hæmatin

(٣) Oxygenase (٤) Catechol

فوق أكسيد الإيدروجين . وفى هذا المركب يؤثر إنزيم البيروكسيديز كما سبقت الإشارة . وفضلا عن ذلك فإن المركب الفاقد لإيدروجينه يستحيل إلى عامل مؤكسد قوى ، مما يؤدى إلى مضاعفة قوة تأكسد مجموعة الأكسيديز .

أ يد (حلقة) أ يد + أ٢ ← (أكسجينيز) — (حلقة) =أ =أ + يد٢ أ٢

كاتيكول أورثوكينون

« الديهيدروجينيزات أو الديهيدريزات » (١) تساعد هذه الإنزيمات التأكسد والاختزال عن طريق نقل الإيدروجين . ويلزم لأداء عملها أن يوجد بوسط تفاعلها مادة تعطى الإيدروجين وتسمى « مانح الإيدروجين » (٢) ، وأخرى تكون أكثر ميلا للاتحاد بالإيدروجين وتسمى « قابل الإيدروجين » (٣) . فاذا أضيف حامض السكسنيك ، مثلا ، إلى مستخلص نسيج نباتى يحتوى على إنزيم « الديهيدريز » فإنه لا يحدث تغيير حتى فى وجود الأكسجين الجزيئى . أما إذا أضيف لهذا الخليط قليل من أزرق المثيلين ، فإن حامض السكسنيك يفقد الإيدروجين ويتحول إلى حامض الفيوماريك ، وفى الوقت ذاته يختزل أزرق المثيلين نتيجة لاتحاده بالإيدروجين إلى مركب عديم اللون . وإذا رمزنا لأزرق المثيلين بالرمز (أم) فإنه يمكن إيضاح التفاعل هكذا :

ك يد٢ . ك أ أ يد
ك يد٢ . ك أ أ يد + (أم) ← (ديهيدريز) — ك يد . ك أ أ يد || ك يد . ك أ أ يد + (أم . يد٢)

حامض السكسنيك حامض الفيوماريك عديم اللون

وقد أمكن استخلاص ديهيدريزات عديدة من أنسجة نباتية مختلفة يؤثر كل منها فى « مانح إيدروجين » معين . فمستخلص بذور البرتقال والبرقوق يقصر لون

(١) Dehydrogenases or dehydrases.

(٢) Hydrogen-donator (٣) Hydrogen-acceptor

أزرق المثيلين فى وجود حامض الأكساليك أو أملاحه . ويحتوى مستخلص بذور الفاصوليا على ديهيدريزات تعمل فى وجود أحماض السكسنيك والفورميك والماليك . كما يوجد ديهيدريز السيتريك فى بذور الخيار .

وتوجد فى الأنسجة النباتية طائفتان من الديهيدريزات ، تعمل إحداهما مع أكسجين الهواء الجوى مباشرة ، حيث يعمل هذا الأخير « قابلا للإيدروجين » وتسمى « الديهيدريزات الهوائية » (١) . بينما تعجز الطائفة الأخرى عن التعاون المباشر مع الأكسجين الجوى ، ويتعين لأداء عملها وجود مادة أخرى تكون أقوى قابلية للإيدروجين من الأكسجين الجزيئى ، وتسمى « الديهيدريزات اللاهوائية » (٢) . وتتميز الثانية عن الأولى بحساسيتها للسيانيدات والكبريتيدات .

ولبعض أنواع الديهيدريز مرافقان ، يكون جزء الإنزيم البروتينى متحداً بأحدهما أو بالآخر . وقد أمكن فصل هذين المرافقين من الخلايا النباتية والحيوانية على صورة بللورية ، وعرف التركيب الكيماوى لكل منهما ويسمى أحدهما ، وهو مماثل للمرافق الزايميزى ، « المرافق الديهيدريزى رقم ١ » وهو نيوكليوتيد ثنائى فوسفو البيريدين (٣) . وأما الثانى « المرافق الديهيدريزى ٢ » فهو نيوكليوتيد ثلاثى فوسفو البيريدين (٤) . ويعتقد أن « مجرد الديهيدريز » (أبوديهيدريز) ينشط ذرتى إيدروجين فى مادة تفاعله ، وأن المرافق الديهيدريزى يقبل هاتين الذرتين ويتحول إلى مركب مختزل . وإذا رمزنا لمانح الإيدروجين بالرمز (س يد٢) فيوضح التفاعل كما يأتى :

(س يد٢) + المرافق الديهيدريزى ←(مجرد الديهيدريز)← س + (مرافق ديهيدريزى . يد٢)

« الميوتيزات » (٥) تقوم هذه الإنزيمات بمساعدة تأكسد واختزال المواد الألدهيدية والكيتونية عن طريق التحلل المائى ، حيث يختزل

---

(١) Aerobic dehydrases (٢) Anaerobic dehydrases

(٣) Diphospho - pyridine - nucleotide

(٤) Triphospho - pyridine - nucleotide

(٥) Mutases

أحد الجزيئات إلى الكحول المقابل بينما يتأكسد جزىء آخر من نفس المادة أو من أخرى إلى الحامض المقابل . ويتعين لأداء عمل هذه الإنزيمات وجود « المرافق الزايميزى » (أنظر ص١١٦) بوسط تفاعلها . ويمكن إيضاح خطوات التفاعل فى حالة الأستالدهيد مثلا كما يأتى .

ك يد٣ . ك يد ا + يد٢ ا + المرافق الزايميزى ←————

ك يد٣ . ك اا يد + (مرافق زايميزى . يد٢)

ك يد٣ . ك يد ا + (مرافق زايميزى . يد٢) ←————

ك٢ يد٥ ا يد + المرافق الزايميزى

« كاتاليز » . ينحصر فعل هذا الإنزيم فى مادة واحدة هى فوق أكسيد الإيدروجين ويسبب فصل الأكسجين منه على الحالة الجزيئية ، ومن أجل ذلك لا تكون لهذا الإنزيم قوة تأكسد إطلاقا .

٢ يد٢ ا٢ ←(كاتاليز)—— ٢ يد٢ ا + ا٢

ويوجد هذا الإنزيم فى خلايا المتعضيات الهوائية حيث يقى أنسجتها من تجمع فوق أكسيد الإيدروجين بتركيز يؤدى إلى تسممها . ويتكون فوق الأكسيد بالخلايا عند ما يعمل الأكسجين الجزيئى « قابلا للإيدروجين » فى عمليات التأكسد الديهيدريزية .

(سه يد٢) + ا٢ ←(ديهيدريز / هوائية)—— سه + يد٢ ا٢

إنزيمات الاختمار

تشمل هذه المجموعة جميع الإنزيمات التى تساعد انحلال المركبات العضوية إلى مكوناتها البسيطة ، دون حاجة إلى الماء .

« معقد الزايميز »[1] كان من المعتقد أن الزايميز إنزيم واحد ، إلا أنه أصبح

(1) Zymase - complex

من المحقق أنها مجموعة إنزيمية مركبة تشتمل ، ضمن ما تشتمل عليه من الإنزيمات ، على « الفوسفوريليز » و « الجلايكوليز »[١] و « الميوتيزات » و « الديهيدريزات » و « الكاربوكسيليز » . وتعمل هذه المجموعة على شطر جزىء سكر الجلوكوز (اليمنى) أو الفركتوز (اليمنى) أو المانوز (اليمنى) إلى ثانى أكسيد كربون وكحول إثيلى .

$$\text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} \longrightarrow ٢\ \text{ك أ}_{٢} + ٢\ \text{ك}_{٢}\text{يد}_{٥}\text{أ يد}$$

وقد أوضح العلماء أن الزايميز يتركب من جزئين ، أحدهما تودى به الحرارة[٢] ويسمى فى الوقت الحاضر « مجرد الزايميز أو آبوزايميز » ، ويتألف من طائفة عديدة من الإنزيمات ، من بينها تلك السالف ذكرها . وأما الجزء الآخر فهو مركب عضوى لا يتأثر بالحرارة [٣] وقابل للانتشار ويسمى « مرافق الزايميز » ، ويمكن فصله بالترشيح خلال مرشح جيلاتيني دقيق . ويلاحظ أن المتخلف الإنزيمى بالمرشح لن يساعد ، عند إعادة نثره فى الماء ، اختمار سكر الهكسوز ، وكذلك لن يفعل الراشح . أما عند خلط بعض الراشح بالمتخلف فإن التفاعل يتم كالمعتاد . وقد دلت الدراسة الكيماوية على أن المرافق الزايميزى عبارة عن نيوكليوتيد مزدوج أطلق عليه « نيوكليوتيد ثنائى فوسفو البيريدين » . وفضلا عن ذلك فان استمرار النشاط الزايميزى يتوقف أيضاً على وجود فوسفات غير عضوية وأيونات ماغنيسيوم بوسط التفاعل .

وتمر عملية شطر الهكسوز فى سلسلة طويلة من التفاعلات الرئيسية تؤدى آخر الأمر إلى إنتاج الكحول وثانى أكسيد الكربون . وقد وضعت نظريتان لإيضاح خطوات هذه العملية :

(١) نظرية « نيوبيرج » [٤]

ذهب نيوبيرج إلى أن الهكسوز يتجزأ بفعل إنزيم « الجلايكوليز » إلى

---

(١) Glycolase (٢) Thermo - labile (٣) Thermo-stable

(٤) Neuberg's theory

« ميثيل جلايوكزال » (١) ، وأن هذا المركب يتحول بفعل إنزيم « الميوتيز » إلى الحامض البيروفى (٢) والجليسيرين .

ك٦ يد١٢ ا٦ ——جلايكوليز——> ٢ ك يد٣ . ك ا . ك يد ا + ٢ يد٢ ا

ميثيل جلايوكزال

ك يد٣ . ك ا . ك يد ا + يد٢ ا + ك يد٣ . ك ا . ك يد ا ——ميوتيز——> ك يد٢ ا يد . ك يد ا يد . ك يد٢ ا يد (جليسيرين) + ك يد٣ . ك ا . ك ا ا يد (حامض بيروفيك)

ثم يتجزأ الحامض البيروفى بإنزيم الكاربوكسيليز إلى أستالدهيد وثانى أكسيد كربون .

ك يد٣ . ك ا . ك ا ا يد ——كاربوكسيليز——> ك يد٣ . ك يد ا + ك ا٢

وأثبت نيوبيرج أن الأستالدهيد هو المركب السابق مباشرة لإنتاج الكحول الإثيلى . وعنده أن اختزال الأستالدهيد يتم عن طريق « تفاعل كانيتزارو » (٣) بين هذا المركب والميثيل جلايوكزال بفعل إنزيم الميوتيز .

ك يد٣ . ك يد ا + ك يد٣ . ك ا . ك يد ا + يد٢ ا ——ميوتيز——> ك يد٣ . ك يد٢ . ا يد (كحول إثيلى) + ك يد٣ . ك ا . ك ا ا يد (حامض بيروفيك)

أما الكحول الإثيلى فيتراكم كناتج نهائى لعملية الاختمار ، بينما يفقد الحامض البيروفى مجموعته الكربوكسيلية بإنزيم الكاربوكسيليز ، وبذلك ينطلق مزيد من ثانى أكسيد الكربون ويتراكم . ثم يتحد الأستالدهيد الناتج مع كمية جديدة من الميثيل جلايوكزال المتكون . أى أن عملية الاختمار تستمر إلى أن يستنفد السكر جميعه .

---

(١) Methyl - glyoxal (٢) pyruvic acid (٣) Cannizzaro reaction

(٣) نظرية « مايرهوف » (١)

يتركز وجه الاختلاف بين هذه النظرية الحديثة وسابقتها فى التعليل لتكوين الحامض البيروفى أثناء عملية الاختمار ، وفى التعليل لاختزال الأستالدهيد فيما بعد إلى الكحول الإثيلى .

ويفترض أن الخطوة الأولى من عملية الاختمار هى تكوين أحادى وثنائى فوسفات الهكسوز بفعل إنزيم « الفوسفوريليز » ومرافقه . ويتألف المرافق الفوسفوريليزى من الأحماض أحادى وثنائى وثلاثى فوسفوريك الأدينوزين (٢). وينتقل حامض الفوسفوريك إلى الهكسوز من أحد هذه الأحماض ، وتوصف هذه الخطوة « بالتفسفر » (٣) .

ك٦ يد١٢ ا٦ + ٢ سـ٢ يد فوا٤ ⇄ ك٦ يد١٠ ا٤ (فوا٤ سـ٢)٢ + ٢ يد٢ ا

ك٦ يد١٢ ا٦ + سـ٢ يد فوا٤ ⇄ ك٦ يد١١ ا٥ (فوا٤ سـ٢) + يد٢ ا

ثم يتحول ثنائى فوسفات الهكسوز إلى فوسفوجليسيريك ألدهيد (سكر ثلاثى فوسفورى) ومركب أسيتونى (٤) يتحول معظمه إلى فوسفوجليسيريك ألدهيد أيضاً . ويؤثر أحد أنواع « الميوتيز » فى هذا الألدهيد مؤدياً إلى إنتاج حامضى الفوسفوجليسيريك والجليسيروفوسفوريك .

٢ ك يد٢ ا يد٢ فوا٣ . ك يد ا يد . ك يد ا + يد٢ ا ⟵

فوسفوجليسيريك ألدهيد

ك يد٢ ا يد٢ فوا٣ . ك يد ا يد . ك ا ا يد + ك يد٢ ا يد٢ فوا٣ . ك يد ا يد . ك يد٢ ا يد

حامض الفوسفوجليسيريك — حامض الجليسيروفوسفوريك

---

(١) Meyerhof's theory

(٢) Adenosine mono-, di- & tri-phosphoric acids

(٣) Phosphorylation

(٤) Phosphodioxyacetone

ويتحلل حامض الجليسيروفوسفوريك تحللا مائيا إلى حامض فوسفوريك وجليسيرين . وقد يتحد حامض الفوسفوريك المنطلق مع أحـــد المرافقات الفوسفوريلزية ، كأن يتحد مثلا مع حامض أحادى فوسفوريك الأدينوزين ليكون حامض ثنائى أو ثلاثى فوسفوريك الأدينوزين . وهناك مايدل على أن الفوسفوجليسيريك ألدهيد قد يتحول إلى حامض الفوسفوجليسيريك عن طريق نقل إيدروجينه إلى المرافق الزايميزى بفعل أحد أنواع الديهيدريز .

ك يد٢ ا يد٢ فو ا٣ . ك يد ا يد . ك يد ا + يد٢ ا + المرافق الزايميزى ⟵ (مجرد الديهيدريز)

ك يد٢ ا يد٢ فو ا٣ . ك يد ا يد . ك اا يد + (مرافق زايميزى . يد٢)

ثم يحدث تحور جزيئى داخلى فى حامض الفوسفوجليسيريك تكون نتيجته انتقال شق الفوسفات إلى ذرة الكربون الوسطية .

ك يد٢ ا يد . ك يد ا يد٢ فو ا٣ . ك اا يد

وباستخلاص الماء يتحول هذا المركب إلى حامض الفوسفو بيروفيك الذى ينتج عند تحلله حامض البيروفيك وحامض الفوسفوريك .

ك يد٢ : ك ا يد٢ فو ا٣ . ك اا يد + يد٢ ا ⟵

ك يد٣ . ك ا . ك اا يد + يد٣ فو ا٤

ويتفق مايرهوف مع نيوبيرج فى أن الأستالدهيد هو المركب السابق مباشرة لإنتاج الكحول وأنه يتكون مع ثانى أكسيد الكربون عن طريق فقد حامض البيروفيك لمجموعته الكربوكسيلية بفعل إنزيم الكاربوكسيليز ومرافقه . إلا أن مايرهوف يرجع اختزال الأستالدهيـــد إلى كحول إثيلى إلى تفاعله مع

الفوسفوجليسيريك ألدهيد الذى يتأكسد فى الوقت ذاته إلى حامض الفوسفوجليسيريك بفعل أحد أنواع إنزيم الميوتيز .

كيد٢ ايد٢ فوا٣ . كيدايد . كيدا + كيد٣ . كيدا + يد٢ ا ←

كيد٢ ايد٢ فوا٣ . كيدايد . كاايد + ك٢ يد٥ ايد

ويتراكم الكحول الإثيلى كناتج نهائى . بينما يتحول حامض الفوسفوجليسيريك على النحو السالف ، ويستمر إنتاجه وتحوله إلى أن يستنفد السكر كله .

التحول الغذائى (الايض)

المواد التى تدخل النبات الأخضر من البيئة المحيطة به هى فى الغالب مركبات غير عضوية فى أبسط صورها . ومن هذه المركبات البسيطة يستطيع النبات أن يبنى أنواعاً متعددة من مركبات تتفاوت فى درجة تعقيدها كالكربوايدرات والبروتينات والدهون والإنزيمات والفيتامينات وغيرها . ويحتاج تكوين هذه المركبات إلى تثبيت كميات كبيرة من الطاقة فى جزيئاتها تظل كامنة بها طالما بقيت المركبات ثابتة . ويطلق على العمليات الكيماوية التى تعانيها مكونات الخلية ذاتها أو مواد بيئتها وتؤدى إلى تثبيت الطاقة « البناء » (١) .

وقد تستغل بعض هذه المركبات استغلالا مباشراً فى بناء جسم النبات نفسه ، كما قد يتراكم بعضها الآخر داخل الخلية النباتية ويستنفد شيئاً فشيئاً فى عمليات أخرى. وتتضمن بعض هذه العمليات تجزئة المركبات المعقدة إلى مركبات أقل تعقيداً أو إلى مكوناتها الأصلية البسيطة ، مما يؤدى إلى إطلاق بعض أو كل الطاقة الكامنة بجزيئاتها . فيتاح للنبات استغلالها فى عملياته الحيوية المختلفة . ويطلق على مثل هذه العمليات المؤدية إلى إطلاق كامن الطاقة « الهدم أو الانتقاض » (٢) . ويعبر عما يتم داخل الخلية الحية من عمليات البناء والهدم المتزاوجة « بالتحول الغذائى أو الأيض » (٣) .

وفضلا عن امتصاص الخلايا الخضراء للطاقة الشمسية ، فإن الطاقة المستعملة فى البناء إنما هى تلك التى تنطلق من عمليات الهدم المختلفة ، وبخاصة من عمليات التأكسد التنفسية .

ويلاحظ أن انتظام التحول الغذائى بالخلية النباتية إنما يتوقف ، إلى جانب احتفاظ البروتوبلازم بتناسق مركباته تناسقها الطبيعى ، على تزاوج عمليات البناء والانتقاض . ويكون التوازن بين البناء والانتقاض فى صالح أولها أثناء نمو النبات . أما عندما يضار تركيب الخلية فإن ذلك يؤدى إلى اختلال عمليات التحول ، وهى الحال المعبر عنها « بالانحلال الذاتى » (٤) . وعندها تتراكم بالخلية منتجات ليس من المألوف وجودها فى الحالة الطبيعية .

Autolysis (٤) Metabolism (٣) Katabolism (٢) Anabolism (١)

البنـــــاء

(١) بناء المواد الكربوايدراتية (التمثيل الكربونى)

يتم بناء المواد الكربوايدراتية باتحاد عنـــاصر الكربون والإيدروجين والأكسجين. وهذا الاتحاد تلزمه الطاقة. وتحصل النباتات الخضراء على هذه الطاقة بامتصاص موجات خاصة من الطاقة الضوئية بواسطة الكلوروفيل. وإذا لم يتيسر للنبات الأخضر الحصول على الطاقة الضوئية، كما لو وجد بالظلام، فإن عملية البناء الكربوايدراتى لا تتم إطلاقا، ولذلك أطلق على هذه العملية «البناء الضوئى»(١).

أما المتعضيات البسيطة عديمة الكلوروفيل، كالبكتريا مثلا، فإنها لا تحصل على الطاقة اللازمة لبناء مركباتها الكربوايدراتية والعضوية المختلفة من الضوء، بل من مصدر آخر هو الطاقة الكيماوية المنطلقة من عمليات التأكسد التى تقوم بها هذه المتعضيات. وليست المواد المؤكسدة فى هذه الحالة هى مما يتركب منه جسم المتعضى، ولكنها مركبات غير عضوية توجد فى البيئة الخارجية. ففى وجود الأكسجين يؤكسد النيتروزوموناس (٢) والنيتروكوكاس (٣) مركبات النشادر إلى نتريت. ويؤكسد النيتروباكتر (٤) النتريت إلى نترات. وتؤكسد بكتيريا الكبريت كبريتيد الإيدروجين إلى كبريتات (أنظر ص ٩٦). وتؤكسد بكتريا الحديد (٥) مركبات الحديدوز إلى مركبات الحديديك. وتنطلق من مثل هذه العمليات طاقة يستغلها المتعضى فى اختزال ثانى أكسيد الكربون وبناء مركبات جسمه المختلفة. وقد أطلق على هذا النوع من البناء الذى يعتمد اعتماداً كلياً على تحول الطاقة الكيماوية من نوع إلى آخر «البناء الكيماوى» (٦) تمييزاً له عن البناء الضوئى المعتمد على استعمال الطاقة الضوئية.

أطوار عملية البناء الضوئى

المواد الخام التى تتكون منها المواد الكربوايدراتية هى الماء وثانى أكسيد

---

(١) Photosynthesis (٢) *Nitrosomonas* (٣) *Nitrococcus*
(٤) *Nitrobacter* (٥) Iron bacteria (٦) Chemosynthesis

الـكربون . أما الماء فيمتصه النبات من التربة ويصل إلى أوراقه (مراكز البناء) خلال الأوعية الخشبية . وأما ثانى أكسيد الـكربون فإنه ينتشر من الهواء الجوى خلال فتحات الثغور إلى الغرف والمسافات الهوائية ، ثم إلى جدر خلايا النسيج الميزوفيللى حيث يذوب فى الماء المبلل لهذه الجدر ، ثم ينتشر إلى داخل الخلايا إما على هيئة غاز مذاب فى الماء أو على هيئة حامض كربونيك إلى أن يصل إلى سطوح البلاستيدات الخضراء . وهناك تحدث سلسلة من التفاعلات تنتهى بتكوين جزىء الـكربوايدرات المعقد .

ومنذ عام ١٨٧٠ وضع العالم « باير » [١] نظريته الشائعة المعروفة « بنظرية الفورمالدهيد » والتى مؤداها أن عملية البناء الضوئى تتم فى مرحلتين :

(الأولى) وهى مرحلة اختزال حامض الـكربونيك (ثانى أكسيد الـكربون والماء) إلى فورمالدهيد بفعل الطاقة الضوئية .

يد$_٢$ ك ا$_٣$ + طاقة ← يد ك يد ا + ا$_٢$

(الثانية) وهى مرحلة تجمع جزيئات الفورمالدهيد إلى سكر

٦ يد ك يد ا ← ك$_٦$ يد$_{١٢}$ ا$_٦$

وقد عنى الباحثون ـ منذ ذلك التاريخ ـ بالتحقق من صحة هذه النظرية . فحاول بعضهم [٢] الـكشف عن وجود الفورمالدهيد فى خلايا أوراق أنواع متعددة من النباتات ، أثناء عملية البناء الضوئى ، بواسطة مركب يسمى « دايميدون » [٣] من شأنه أن يتحد بالفورمالدهيد اتحاداً سريعاً مكوناً بللورات مميزة من « فورمالدوميدون » [٤] . وقد حصلوا على نتائج إيجـابية دلت على وجود الفورمالدهيد بكميات ضئيلة جداً (٠,٠٠٨ — ٠,١٥ مجم لـكل مائة جرام من الأوراق الرطبة) . ويؤخذ من هذا أنه إذا كان الفورمالدهيد ناتجاً وسطياً لعملية البناء الضوئى ، فلا بد إذن أنه يتجمع بسرعة بالغة إلى سكر . ويحتمل ألا يكون للفورمالدهيد تأثير سام على الخلايا الحية فى مثل هذه التركيزات المنخفضة . ولم يستطع هؤلاء الباحثون الحصول على نتائج إيجابية لوجود الفورمالدهيد فى الأوراق

---

(١) Baeyer

(٢) Klein & Werner 1926

(٣) Dimedon

(٤) Formaldomedon

النباتية فى الظلام، أو فى الأوراق المحرومة من ثانى أكسيد الكربون، أو فى المستخلصات الكلوروفيلية ، أو فى الأوراق المقتولة أو المخدرة . على أن البعض [١] قد شكك فى صحة هذه النتائج بدعوى أن الفورمالدوميدون يمكن إنتاجه بتفاعل ضوئى كيماوى بين حامض الكربونيك والدايميدون . أى أن النتائج السالفة لاتزال مفتقرة إلى ما يعززها .

وقد ذهب بعض الباحثين [٢] إلى الزعم بأن الفورمالدهيد المتكون هو نوع نشط غير سام ، يختلف عن النوع العادى السام من حيث الترابط الكيماوى بين الذرات المكونة لجزيئاته .

يد — ك — يد — ا — يد
الفورمالدهيد النشط

يد — ك = ا — يد
الفورمالدهيد العادى

وادعى هؤلاء أنه فى الإمكان إنتاج السكريات عمليا من ثانى أكسيد الكربون والماء تحت تأثير موجات ضوئية خاصة ، مع تكوين الفورمالدهيد النشط كنتائج وسطى . وقد حاول كثيرون بعد ذلك أن يكرروا هذه التجارب بغية التحقق منها ولكنهم عجزوا ، الأمر الذى يشكك فى صحتها .

وحاول فريق آخر من الباحثين التثبت من نظرية الفورمالدهيد عن طريق اختبار مقدرة النباتات الخضراء على استعمال الفورمالدهيد فى بناء الكربوايدرات عند حرمان هذه النباتات من ثانى أكسيد الكربون ، وإحاطتها بتركيز مناسب من بخار الفورمالدهيد ـ أو بإذابة الفورمالدهيد فى المحلول الغذائى بتركيز لا يتجاوز ٠٫٠٢٤ ./. ـ فدلت نتائج تجاربهم على زيادة المحتويين السكرى والنشوى وكذلك الوزن الجاف لبعض الأفرع المورقة أو الأوراق النباتية عند حفظها تحت هذه الظروف زيادة واضحة عن نظائرها فى جو خال من الفورمالدهيد وتحت ظروف مماثلة .

على أن « پيشناتز » [٣] قد عجز عن إثبات هذه النتائج . ولم يكن الأمر قاصراً على عدم توافر الدليل بأن واحداً من النباتات التى اختبرها يستطيع أن

(١) Barton-Wright & Pratt 1930
(٢) Baly & others 1927-1929
(٣) Paechnatz 1937

يستعمل الفورمالدهيد فى عملية البناء الضوئى فحسب ، بل وجد أن هذا المركب سام بدرجة كبيرة فى التركيزات الجد مخففة . ففى حالة الإلوديا مثلا لوحظت آثار التسمم بمجرد أن جاوز تركيز الفورمالدهيد فى المحاول حوالى ٠٠٠٠٤ و ٠ ٪ .

وفى عام ١٩١٨ أدخل العالمان « ڤيلشتيتر وشتول »(١) تعديلا هاما على نظرية الفورمالدهيد ، مؤداه أن الدور الذى تقوم به المادة الكلوروفيلية فى عملية البناء الضوئى ليس قاصراً على امتصاصها موجات خاصة من الطاقة الضوئية وتحويلها إلى موجات أخرى من شأنها أن تختزل حامض الكربونيك ، أو نقلها ـ بطريقة ما ـ نقلا مباشراً إلى مركبات التفاعل ، بل إن الكلوروفيل يتحد اتحاداً كيماويا مع ثانى أكسيد الكربون ويساهم فى التفاعلات الكيماوية التى تتضمنها عملية البناء الضوئى . وتبعا لهذه النظرية تتم العملية فى المراحل التالية :

المرحلة الأولى — وفيها يتحد حامض الكربونيك اتحاداً كيماويا مع الكلوروفيل مكونا « بيكربونات الكلوروفيل » .

سـ { <ن ، <ن > مغ + يد٢ ك ا٣ ← سـ { <ن ، <ن يد > مغ - ا ك =ا ، -ا يد

كلوروفيل .... بيكربونات الكلوروفيل

ومما يعزز حدوث هذا التفاعل أن ثانى أكسيد الكربون يتفاعل مع محلول الكلوروفيل المائى الغروى مسبباً فصل كربونات الماغنيسيوم . واستبقاء مركب خال من الماغنيسيوم هو « الفيوفيتين »(٢) .

المرحلة الثانية ـ وهى مرحلة ضوئية كيماوية ، وفيها يحدث تحور داخلى بجزىء البيكربونات بتأثير الطاقة الضوئية فتستحيل إلى مركب آخر هو « فوق أكسيد فورمالدهيد الكلوروفيل »(٣) .

سـ { <ن ، <ن يد > مغ - ا ك =ا ، -ا يد ——طاقة ضوئية——← سـ { <ن ، <ن يد > مغ - ا . ا ك يد ، -ا | ا

(١) Wilstätter & Stoll

(٢) Phaeophytin

(٣) Chloropyll-formaldehyde-peroxide

المرحلة الثالثة ـ وهى مرحـــلة كيماوية ، فيها يشطر فوق الأكسيد بفعل إنزيم خاص يشبه الـكاتاليز (من حيث فصل الأكسجين على الحالة الجزيئية) مما يؤدى إلى إطلاق الـكلوروفيل ، وإنتاج الفورمالدهيد والأكسجين .

سه <ن ، ن يد> مغ - ا . ك يد ا ← (إنزيم) سه <ن ، ن> مغ + يد . ك يد ا + ا٢

وتدل التقديرات الـكمية للـكلوروفيل الموجود فى الأوراق قبل وبعد عملية البناء الضوئى على أن محتواها الـكلوروفيلى لاينقص أثناء العملية .

المرحلة الرابعة ـ وفيهـا تتجمع جزيئات الفورمالدهيـد بمجرد إنتاجها بفعل مجموعة إنزيمية ، أو ربما إنزيم معين ، إلى سكر . ونظراً لـكون هذه المجموعة الإنزيمية أكثر نشاطاً من إنزيم إنتاج الفورمالدهيد ، فإن هذا المركب لا يتراكم بتاتاً فى الخلايا ، بل يتحول مباشرة إلى سكر هكسوز .

٦ يد ك يد ا ← ك٦ يد١٢ ا٦

ويؤخذ من الأدلة العملية المسلم بها حالياً أن عملية البناء الضوئى تشتمل على أربع خطوات : (١) طور انتشارى (٢) تفاعل كيماوى واحد على الأقل (٣) تفاعل ضوئى كيماوى (٤) تفاعل واحد على الأقل ينشطه نوع من الإنزيم .

أما الخطوة الأولى وهى انتشار جزيئات ثانى أكسيد الـكربون المذاب أو حامض الـكربونيك من الجـدر الخلوية إلى البلاستيدات الخضراء فلا شك فى حدوثها .

وأما الاستدلال على أن واحداً على الأقل من التفاعلات التى تنطوى عليهـا عملية البناء الضوئى هو من النوع الـكيماوى البحت . فيأتى من أن المعامل الحرارى لعملية البناء الضوئى يكون ـ فى المجال الحرارى من ١٠ إلى ٣٥° م ـ قريباً من ٢ متى كانت قوة الإضاءة وكذلك تركيز ثانى أكسيد الـكربون عاليين نسبياً . ومعلوم أن المعامل الحرارى للعمليات الـكيماوية يتراوح من ٢ ـ ٣ . ونظراً لأن العالم « بلاكمان » هو أول من أوضح هذه الحقيقة . فإنه يطلق على هـذا التفاعل

عادة « تفاعل بلاكمان » . ونظرا لأن حدوث هذا التفاعل لا يستلزم توافر الضوء ، بل يحدث فى الضوء أو الظلام على السواء ، فإن هذا التفاعل يسمى أيضاً « تفاعل الظلام » (١) .

ويطلق على التفاعل الكيماوى الذى يتم على حساب الضوء الممتص فقط « تفاعل ضوئى كيماوى » (٢) . ويمكن الاستدلال على أن عملية البناء الضوئى تشتمل على مثل هذا التفاعل من أن هذه العملية تحدث فى الضوء فقط . والمعامل الحرارى للتفاعلات الضوئية الكيماوية يقرب من الوحدة . ويكون المعامل الحرارى للبناء الضوئى تحت تأثير قوى الإضاءة المنخفضة ، وحتى فى وجود تركيز عال نسبياً من ثانى أكسيد الكربون وملاءمة الظروف الأخرى لهذه العملية ، قريباً من الوحدة ، مما يدل على أن معدل البناء الضوئى يكون تحت هذه الظروف متحدداً بطوره الضوئى الكيماوى .

ومما يوضح أيضاً أن عملية البناء الضوئى تتضمن تفاعلا كيماوياً وآخر ضوئياً كيماوياً تلك النتائج التى أمكن الحصول عليها من تجارب (٣) عرضت فيها بعض النباتات لضوء متقطع . فعندما عرض الطحلب « كلوريلا » (٤) لإضاءة متقطعة بمعدل ٥٠ ومضة فى الثانية ـ حيث فترات الإضاءة أقصر كثيراً (٠,٠٠٣٤ ثانية) من فترات الظلام التى تتخللها (٠,٠١٦٦ ثانية) ـ زادت حصيلة البناء الضوئى لكل وحدة ضوئية حوالى ٤٠٠ فى المائة عند مقارنتها بالمعدل فى الضوء المستمر .

وعلى فرض أن التفاعل الضوئى الكيماوى يحدث أولا ـ وهذا ما ترجحه أكثر الأدلة ـ فإن النتائج المتقدمة تفسر بأنه فى حالة الإضاءة المستمرة تتكون منتجات التفاعل الضوئى بأسرع مما يستطاع استعمالها فى التفاعل الكيماوى الأبطأ نسبياً . أما فى حالة الإضاءة المتقطعة ، فإن جميع أو معظم منتجات التفاعل الضوئى تستعمل فى التفاعل الكيماوى خلال فترة الظلام المتخللة ، فتزيد بذلك منتجات البناء الضوئى لكل وحدة ضوئية زيادة كبيرة .

---

(١) Blackman or dark reaction   (٢) Photochemical reaction

(٣) Emerson & Arnold 1932   (٤) *Chlorella*

ومما يوحى بتدخل الإنزيمات فى عملية البناء الضوئى أن المعامل الحرارى لهذه العملية ينخفض انخفاضاً سريعاً فى المجال الحرارى فوق ٣٥°م تقريباً، الأمر الذى يتفق مع طبيعة التفاعلات الإنزيمية . ومما يعزز ذلك ، تلك التجارب (١) التى أجريت على أوراق نباتية أميتت بتجفيفها عدة أيام فى درجة حرارة تتراوح بين ٣٠ ، ٣٥°م ، ثم سحقت وطحنت مع الماء وأضيفت إلى مزرعة من البكتيريا الضوئية . وتتألق مثل هذه البكتيريا فى وجود الأكسجين فقط ، وتكفى الكمية الجد ضئيلة منه لإحداث تألقها ، ولذلك تعتبر هذه البكتيريا اختباراً بالغ الدقة للأكسجين ، وقد تكون أدق الاختبارات المعلومة . وقد اختفى تألق البكتيريا بمجرد استهلاك الأكسجين من معلق مسحوق الأوراق . إلا أن المزرعة عادت فتألقت عند إضاءة الخليط فترة قصيرة ، مما دل على انطلاق الأكسجين. وقد حصل على مثل هذه النتائج من أوراق نباتية أميتت بالتبريد . أما الأوراق التى أميتت بالتسخين السريع أو بمخدر ، كالإثير ، فقد عجزت عن إطلاق الأكسجين . ويبدو أن هذه النتائج تدل على أن أحد أطوار عملية البناء الضوئى يمكن أن يستمر بعد مثل هذه المعاملات الشديدة ، كما فى الحالتين الأوليين . ونظراً لأن الأوراق تفقد هذه القدرة بعد المعاملات التى من شأنها أن تهلك الإنزيمات ، كما فى الحالة الأخيرة ، فمن المعتقد أن يكون هذا الطور من عملية البناء الضوئى ذا طبيعة إنزيمية . وغنى عن الذكر أن هذه التجارب لا تدل على أن جميع التفاعلات الكيماوية والإنزيمية والكيماوية الضوئية التى تتضمنها عملية البناء الضوئى يمكن أن تحدث فى الأوراق المجففة كحدوثها فى الأوراق الحية .

ونظراً لأنه لا يعرف شىء محدد فى الواقع عن طبيعة تفاعلات البناء الضوئى ، كما أنه لا يعرف على وجه التحقيق مع أى مركبات الكلوروبلاست يتحد الماء وثانى أكسيد الكربون ، ولا من أى المواد فى الخلية ينطلق الأكسجين ، ولا نوع المادة السابقة لإنتاج الكربوايدرات ، فقد أجمل « بريجز » (٢) عملية البناء الضوئى فى الصورة المبسطة التالية :

---

(١) Molisch 1925

(٢) Briggs, G. E. 1935

(١) س + ك ا٢ ⇌ س ك

(٢) س ك + ط ⇌ س ل

(٣) س ل + ب ⇌ ص

(٤) ص ⟵ ب + س + منتجات (كربوايدرات وأكسجين)

حيث س مادة ما (قد تكون الكلوروفيل)، س ك معقد (من س وثانى أكسيد الكربون) تنشطه الطاقة الضوئية الممتصة، فتحيله إلى س ل، ب عامل مساعد (إنزيم) يتحد مع مادة تفاعله س ل ليعطى المركب ص الذى يتحلل منتجاً الكربوايدرات والأكسجين ومعيداً إطلاق س، ب.

ويعتقد «بريجز» أن التفاعلات ١، ٢، ٣ عكسية. وقد تمثل المعادلة الأخيرة (رقم ٤) «تفاعل بلاكمان» فى عملية البناء الضوئى. ويتأثر هذا التفاعل كغيره من التفاعلات الإنزيمية بدرجة الحرارة، إذ يقرب معامله الحرارى من ٢. وهو يتثبط أيضاً تثبطا شديداً بالمركبات السامة، كالسيانيدات. وهذا بخلاف التفاعل الضوئى الكيماوى (رقم ٢) فإنه لايتأثر بالحرارة ولا بمثل هذه المركبات.

ومن الواضح أن وجهة نظر «بريجز» لا تكاد تختلف فى جوهرها عما ذهب إليه «ڤيلشتيتر وشتول» فى افتراضها المتقدم. إلا أن بريجز كان محاذراً جد الحذر أن يشير إلى مواد متفاعلة فى العملية عدا ثانى أكسيد الكربون، وإلى منتجات عدا الأكسجين والكربوايدرات.

منتجات البناء الضوئى

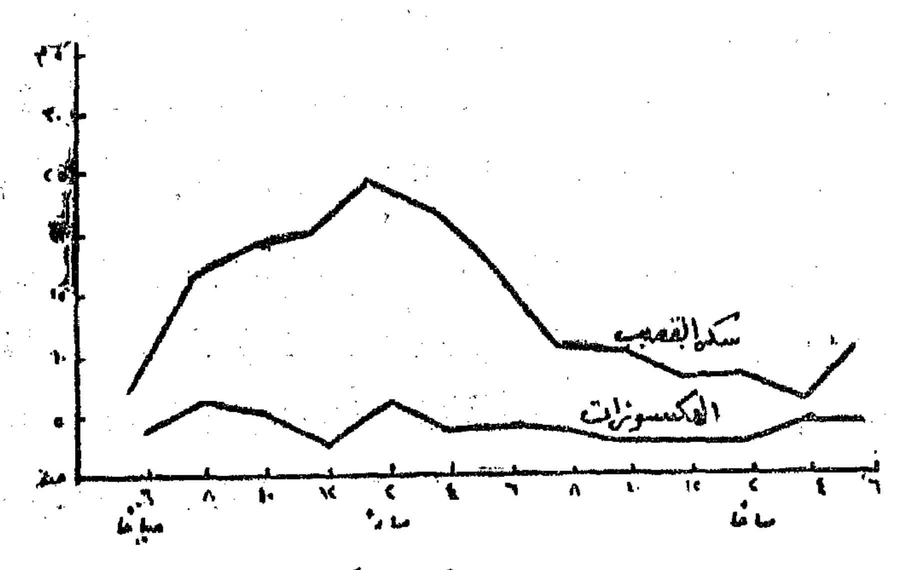
منتجات البناء الضوئى هى الكربوايدرات البسيطة والأكسجين الذى ينتشر معظمه إلى الخارج، وقد يستغل بعضه فى عملية التنفس بالنبات.

وقد تضاربت آراء الباحثين فيما يتعلق بنوع أول مادة كربوايدراتية تنتج من عملية البناء الضوئى. فقد كان العالم «ساكس» يعتقد أن النشا هو الناتج الأولى لهذه العملية نظرا لظهوره بالأوراق الخضراء فى الضوء واختفائه منها فى الظلام.

على أنه قد أصبح من المحقق منذ حين أن أول منتجات هذه العملية هو مادة سكرية، وأن النشا هو ناتج ثانوى لتفاعل آخر مستقل .

وهناك ثلاثة أنواع من السكريات التى توجد بصفة عامة فى الخلايا الورقية أثناء عملية البناء الضوئى ، وهى الجلوكوز والفركتوز اليمينيا الدورة وسكر القصب . وقد أجريت محاولات عدة لمعرفة أى هذه السكريات يكون إنتاجه أولا .

ويؤخذ من تحليل أوراق عدد من أنواع النباتات أن كمية الهكسوزات (الجلوكوز والفركتوز) تظل ثابتة تقريبا طوال اليوم ، بينما تتزايد كمية سكر القصب أثناء اطراد عملية البناء الضوئى ، وتتناقص تناقصاً سريعاً عند توقف هذه العملية . وتوضح المنحنيات شكل (٢١) التغيرات اليومية فى تركيز السكريات المختلفة بأوراق نبات الذرة .



شكل (٢١) التغيرات اليومية فى تركيز السكريات مقدرة بالجرامات بكل متر مربع من السطح الورقى لنبات الذرة .

وقد فسر بعض الباحثين هذه النتائج بدلالتها على أن سكر القصب هو الناتج الابتدائى لعملية البناء الضوئى . بينما فسرها آخرون تفسيرا أقرب إلى المعقول بأن الهكسوزات هى المنتجات الابتدائية ، وأن الزوائد منها فوق تركيز معين يتحول سريعاً إلى كربوايدرات أكثر تعقيداً مثل سكر القصب أو النشا . أى أن تركيز الهكسوزات يظل ثابتاً تقريباً ، بينما يتناسب تركيز سكر القصب والنشا مع معدل عملية البناء الضوئى .

ومما يعزز هذا التفسير تلك التجارب (١) التى أوضحت أن الأجزاء غير الخضراء من الأوراق النباتية المبرقشة تحتوى على سكر قصب فقط ، بينما تحتوى أجزاؤها الخضراء التى تتم فيها عملية البناء الضوئى على سكر قصب وهكسوزات . وفى إحدى التجارب حفظت أوراق نبات « الجارونيا » فى الظلام إلى أن خلت خلواً تاماً من الكربوايدرات ، ثم عرضت للضوء فترة قصيرة جداً فتكونت بها الهكسوزات فقط . أما سكر القصب فقد استلزم ظهوره بالأوراق أن تكون فترة التعريض للإضاءة أطول . وأطول منها تلك الفترة اللازمة لظهور النشا .

أما أى الهكسوزات هو الناتج الابتدائى الجلوكوز أم الفركتوز فأمر غير معلوم على وجه التحقيق . ويتجه الظن بالبعض إلى أن الناتج الأولى هو نوع آخر من أحدهما يعرف بالنوع النشط (سكر جاما)(٢) . ويمكن تحول هذا النوع سريعاً إلى السكر الآخر .

ويتكون سكر القصب من الجلوكوز والفركتوز . أما النشا فقد يتكون بتكاثف الجلوكوز . والنشا وسكر القصب هما من منتجات الادخار المؤقتة بخلايا الميزوفيل ، وتختلف نسبتهما باختلاف نوع النبات . ولا يتكون النشا فى بعض أنواع النباتات . أما سكر القصب فإنه أكثر انتشارا فى النباتات الخضراء .

تكوين النشا

إذا حفظ النبات فى مكان مظلم إلى أن تخلو خلاياه الميزوفيلية من النشا ، ثم نقل إلى الضوء الساطع فإنه يمكن حينئذ الكشف عن ظهور النشا بالأوراق باختبار اليود المعروف خلال فترة قصيرة نسبياً تقل عن الساعة فى كثير من أنواع النبات .

على أن وجود النشا فى خلايا نسيج ما ليس بدليل على حدوث عملية البناء الضوئى بتلك الخلايا . ولكنه يدل قطعا على تكوينه بتلك الخلايا لأن النشا

(١) Weevers 1924

(٢) Active or gamma - sugar

لا يقبل الذوبان فى الماء ولا تستطيع جزيئاته الانتشار من خلية إلى أخرى . وتوجد حبيبات النشا بكثرة عادة فى خلايا الأنسجة غير الخضراء أو فى أنسجة الجذور أو الأعضاء النباتية الأخرى التى لا تتعرض للضوء إطلاقا . وواضح أن عملية البناء الضوئى يستحيل حدوثها فى مثل تلك الخلايا ، وأن النشا لابد أن يكون قد بنى من سكريات نقلت إلى تلك الخلايا من أجزاء النبات الخضراء .

إذن فالبناء الضوئى وتكوين النشا عمليتان متميزتان ، تحدث أولاهما فى البلاستيدات الخضراء فقط وفى وجود الضوء . أما الأخرى فقد تحدث بالخلايا الخضراء ، ولكنها تتم أيضاً فى كثير من الخلايا غير الخضراء وفى غياب الضوء غياباً تاماً ، بفرض وجود تركيز مناسب من السكر فى الخلايا وتوافر بعض الظروف الفسيولوجية الداخلية . ويتكون النشا بالخلايا غير الخضراء داخل بلاستيداتها عديمة اللون .

وتمثل المعادلة التالية تكوين النشا من سكر الجلوكوز :

$$\text{ن ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} \longrightarrow (\text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٠}\text{أ}_{٥})_{\text{ن}} + \text{ن يد}_{٢}\text{أ}$$

ومنها يتضح أن جزىء النشا يتكون من عدد كبير (ن) من جزيئات الجلوكوز اليمينى الدورة ، مع استخلاص عدد مماثل من جزيئات الماء . أما قيمة ن الحقيقية فغير معلومة .

والتركيز الحرج من السكريات البسيطة اللازم لتكوين النشا فى أوراق كثير من أنواع النبات جد منخفض . وقد قيل إنه يقل عن نصف جرام لكل مائة جرام من الوزن الرطب لأوراق أغلب أنواع النبات ، مما يجعل تكوين النشا فى الخلايا الميزوفيلية لمثل هذه النباتات يلى مباشرة عملية البناء الضوئى ، نظراً لتحول أكثر السكر الناتج من العملية الأخيرة إلى نشا . ويتزايد المحتوى النشوى لأوراق أغلب أنواع النبات عادة خلال فترة النهار . بينما يتناقص هذا المحتوى عادة أثناء ساعات الليل نظرا لتحلل كل النشا أو جزء منه إلى جلوكوز ، وانتقاله من الخلايا فى صورة هذا السكر أو مادة كربوايدراتية أخرى قابلة للذوبان .

ومما يدل أيضاً على أن تكوين النشا عملية مستقلة تماماً عن عملية البناء الضوئى أن النشا لا يتكون فى الخلايا الميزوفيلية لعدد من أنواع النبات، بينما تتم عملية البناء الضوئى فى هذه الخلايا بنفس الطريقة التى تتم بها فى جميع النباتات الأخرى الخضراء . وتتميز العائلات الزنبقية والنرجسية والجنطيانية والمركبة والخيمية بعجز أوراق كثير من أنواعها عن تكوين النشا بها . وبالمثل لا يتكون النشا بالأجزاء غير الخضراء من الأوراق المبرقشة (بعضها على الأقل) . ومع ذلك فإنه إذا زيد تركيز السكر صناعياً بخلاياها عديمة الكلوروفيل – وذلك بجعل مثل هذه الأوراق تطفو فوق محلول من سكر الجلوكوز – فإن هذا يؤدى إلى تكوين النشا بها . وقد وجد عملياً أن التركيز ½ س (أساسى) من الجلوكوز يناسب تكوين النشا بالأجزاء غير الخضراء من أوراق الجارونيا المبرقشة .

(٣) بناء المواد البروتينية (التمثيل الأزوتى)

تحتوى جميع البروتينات على عناصر الكربون (٥٠ - ٥٤ ٪) والإيدروجين (حوالى ٧ ٪) والأكسجين (٢٠ - ٢٥ ٪) والأزوت (١٦ - ١٨ ٪) . وبالرغم من أن بعض البروتينات الحيوانية لا تحتوى على الكبريت فإن هذا العنصر يوجد على ما يظهر فى جميع البروتينات النباتية ، ومع ذلك لا تتجاوز نسبته فى الجزيئات البروتينية ٢ ٪ . ويضاف للعناصر المتقدمة فى طائفة البروتينات النووية عنصر الفوسفور .

وليس فى مقدور النباتات الخضراء أن تستعمل الأزوت الغازى الموجود فى الهواء الجوى استعمالا مباشراً فى بناء مركباتها العضوية المحتوية على الأزوت . ولذلك فإن المركبات الأزوتية الممتصة من التربة هى مصدر الأزوت الوحيد للنباتات الأرضية الخضراء . وتوجد أربعة أنواع من المركبات التى تستطيع مثل هذه النباتات استعمالها وهى :

(١) النترات　　　(٢) النتريت

(٣) أملاح النشادر　　　(٤) مركبات الأزوت العضوية

وتمتص أغلب النباتات معظم أزوتها على هيئة نترات ، ومع ذلك فإن النباتات تحتوى عادة - فى الظروف العادية - على كميات ضئيلة فقط من النترات ، وذلك بسبب اختزال نيتروجين أيونات النترات إلى صور أخرى بمجرد دخولها فى النبات. على أنه قد تتراكم ، تحت ظروف معينة ، كميات كبيرة من النترات فى أنسجة النباتات دون أن يكون لها آثار سامة . ثم قد تستعمل هذه النترات المتراكمة فيما بعد فى عملية التحول الأزوتى بالنبات . وفى بعض الأحيان تبدو أعراض النقص الأزوتى بالنباتات بصورة حادة ، فى حين لا تزال تحتوى أنسجتها على كميات هائلة من النترات . إذ بالرغم من قدرة مثل هذه النباتات على امتصاص النترات ، فإن ظروف التحول الداخلية لا تكون مساعدة على استعمالها فى تكوين المركبات الأزوتية العضوية .

والخطوة الأولى فى استعمال النترات بالنبات هى اختزالها إلى نتريت . ومن ثم فإن النباتات تستطيع أن تستعمل الأخيرة كمصدر للأزوت ، إلا أنه قلما تكون النتريت مصدراً هاماً لهذا العنصر فى الطبيعة .

وتنمو أنواع كثيرة من النباتات عند إمدادها بأملاح نشادرية نمواً يماثل أو يفوق نموها عند إمدادها بالنترات. ويرجع ذلك إلى أن نيتروجين المركبات النشادرية يكون فى صورة مختزلة اختزالا كبيراً ، ومماثلة للصورة التى يوجد عليها فى الأحماض الأمينية . وقلما تتراكم أيونات النشادر ـ خلافا لأيونات النترات ـ بتركيزات محسوسة بالنبات .

على أن النباتات تمتص ، حتى عند إضافة المخصبات النشادرية إلى الأراضى الزراعية ، كثيراً من الأزوت إن لم يكن معظمه على هيئة نترات . إذ تقوم بعض أنواع من البكتيريا فى مثل هذه الأراضى بتحويل أملاح النشادر تحويلا سريعاً إلى نترات (انظر ص ١٤٦) .

وتوجد فى بعض أنواع التربة ، نتيجة لتعفن الفضلات العضوية ، كميات صغيرة على الأقل من أحماض أمينية وغيرها من مركبات الأزوت العضوية . وهناك أدلة كثيرة على قدرة النباتات على امتصاص واستعمال مثل هذه المركبات فى بناء البروتينات .

والأوزان الجزيئية للبروتينات كبيرة جداً متى قورنت بأوزان غيرها من الجزيئات . وتدل بعض التقديرات على بلوغ الأوزان الجزيئية لإحدى المجموعات البروتينية ٣٤,٥٠٠ ، ولمجموعة أخرى ٦٨,٠٠٠ ، ولثالثة ١٠٤,٠٠٠ ، ولرابعة ٢٠٨,٠٠٠ ، وتصل فى بعضها إلى نحو ٥٠٠,٠٠٠ .

ومعظم المعلومات عن تركيب جزيئات البروتينات مأخوذ من دراسة منتجات تحللها . وتتحلل البروتينات عند معاملتها بالأحماض أو القلويات أو الإنزيمات المناسبة . وعلى الدوام ، يكون الناتج النهائى لتحلل أية مادة بروتينية تحللا كاملا خليطاً من أحماض أمينية مختلفة . وينتج خلال عملية التحلل البروتينى عدد من المركبات المتوسطة التعقيد بين البروتينات والأحماض الأمينية :

بروتينات ← بروتيوزات ← پپتونات ← عديدات الپپتيد ← ثنائيات الپپتيد ← أحماض أمينية

ومن الواضح إذن أن الأحماض الأمينية هى الوحدات التركيبية التى تبنى منها وتينات وكذلك منتجات التحلل البروتينى الوسطية فى الخلايا الحية .

أطوار البناء البروتينى

تبنى المواد البروتينية فى الخلايا النباتية من المركبات الأزوتية الممتصة من التربة ومن المواد الكربوايدراتية أو مشتقاتها المجهزة بالنبات . وتمر عملية بناء البروتينات فى مراحل رئيسية ثلاث :

(١) مرحلة اختزال النترات

نظراً لأن الأزوت يكون فى حالة تأكسد عالية (- ن ا٣) بالنترات ، بينما يكون فى الأحماض الأمينية وغيرها من المركبات العضوية فى حالة اختزال عالية ، فمن الواضح إذن أن يكون اختزال الأزوت هو إحدى الخطوات فى بناء الأحماض الأمينية وغيرها من المركبات الأزوتية العضوية بالنبات ، متى كانت النترات هى مصدر الأزوت . وتختزل النترات أولا إلى نتريت ، وهذه تختزل بدورها إلى مجموعتى ن يد٢ ، ن يد٣ الموجودتين فى المركبات العضوية .

وتحتاج كل خطوة من خطوات اختزال الأزوت إلى طاقة . وقد أوحت سرعة اختفاء النترات من الأوراق النباتية المضاءة ، بالنسبة لنظائرها المظللة أو الموضوعة فى الظلام ، إلى اقتراح أن الطاقة الضوئية يمكن استعمالها استعمالا مباشراً فى اختزال النترات . إلا أنه قد أصبح من المحقق حدوث هذه العملية فى غياب الضوء غياباً كاملا ، بشرط توافر الكربوايدرات بأنسجة النبات . ففى إحدى التجارب غذيت أوراق نباتية وبعض طحالب ، مع حفظها فى الظلام ، بسكريات ونترات فزاد محتواها البروتينى تحت هذه الظروف . فدل ذلك على أن للضوء تأثيراً غير مباشر فقط فى عملية البناء البروتينى . ويبدو أن الاختزال السريع للنترات فى الأنسجة الخضراء المضاءة إنما يرجع إلى علو المحتوى الكربوايدراتى لمثل هذه الأنسجة .

ومن المسلم به ، بوجه عام ، أن الطاقة اللازمة لاختزال النترات إنما تستمد من عملية التنفس وقد يتضاعف معدل تنفس الأنسجة النباتية عدة أضعاف عند بدء اختزال النترات بها . ولا تستهلك المواد الكربوايدراتية أثناء اختزال النترات فى عملية التنفس فحسب ، بل تستعمل إلى جانب ذلك فى إنتاج المركبات الأزوتية العضوية التى تبنى أثناء هذه العملية .

ولقد نجحت « إيكرسون » [1] عام ١٩٢٤ فى تتبع بعض خطوات اختزال النترات تتبعاً كيماوياً دقيقاً فى نبات الطماطم . فقد نقلت بعض النباتات النامية نمواً سريعاً من التربة إلى مزرعة رملية نقية . ثم روت هذه النباتات بمحلول غذائى ينقصه الأزوت ، واستمرت كذلك إلى أن أصبحت أنسجتها لا تعطى أى اختبار للنترات أو النتريت أو الأمونيا أو الأحماض الأمينية ، فى حين أنها كانت تحتوى على مواد كربوايدراتية وفيرة . وعندئذ أضيفت نترات الكالسيوم إلى المزرعة الرملية، فامتصت أيونات النترات بسرعة بحيث أمكن كشفها فى جميع أجزاء النبات فى بحر أربع وعشرين ساعة . وقد اكتشفت أيضاً أثارة من النتريت فى قمم قليل من النباتات . وبعد ست وثلاثين ساعة ، تواجدت النتريت بكميات هائلة فى قمم السوق وفى أنسجة أخرى مختلفة، كما أمكن كشف أثارة من الأمونيا فى جميع المناطق . وبعد ثمان وأربعين ساعة كانت النتريت أقل بينما كانت أيونات النشادر أكثر ، ونقصت كمية النشا فى قمم النباتات وصغريات الأوراق، كما وجدت أيضاً كمية قليلة من الأسباراجين . وبعد مضى ثلاثة إلى خمسة أيام ، أصبحت النتريت ضئيلة جداً والأمونيا قليلة وتوافرت الأحماض الأمينية ،كالأسبارطيك والألانين والسستين وغيرها ، بكثرة فى الأنسجة النباتية . وقد استمرت كميتها تتزايد ثلاثة أسابيع ، نقص فى غضونهـــا محتوى الأنسجة الكربوايدراتى ووجد بها أيضاً حامضا السكسنيك والماليك .

وتؤثر درجة الحرارة تأثيراً ملحوظاً فى مقدرة النباتات على اختزال النترات .

---

(١) Eckerson

ففى نبات الطماطم مثلا وفى درجة حرارة ١٣°م يتم اختزال النترات وبناء المركبات الأزوتية العضوية ببطء بالغ، بالرغم من أن النترات تكاد تمتص لحينها. أما فى درجة ٢١°م فيحدث الامتصاص وكذلك اختزال أيونات النترات بسرعة كبيرة.

وما لم تكن ظروف التحول الغذائى غير عادية فإن الأمونيا، التى تنشأ عادة من اختزال النترات، تتواجد فى الأنسجة النباتية بكميات جد ضئيلة نظراً لاستعمالها، فيما يظهر، فى تكوين مركبات أخرى بمعدل مماثل لمعدل إنتاجها.

(٢) مرحلة تكوين الأحماض الأمينية

تتحد الأمونيا الناتجة من اختزال النترات بالأنسجة النباتية، أو من الأملاح النشادرية الممتصة، مع مشتقات المواد الكربوايدراتية مكونة أحماضاً أمينية. ولهذه المركبات، كما يفهم من اسمها، خواص الأحماض والأمينات. إذ يحتوى كل حامض أمينى على مجموعة كربوكسيلية واحدة على الأقل (ـ ك اا يد) ومجموعة واحدة أو أكثر من المجموعات الأمينية (ـ ن يد$_{٢}$). وأبسط حامض أمينى هو « الجلايسين »[١] وهو عبارة عن حامض الخليك الذى استبدلت فيه مجموعة امينية بإحدى ذرات الإيدروجين فى المجموعة الميثيلية :

ك يد$_{٣}$. ك اا يد   ك يد$_{٢}$. ك اا يد
                                  |
                                ن يد$_{٢}$

وعلى الدوام تتصل المجموعة الأمينية، أو إحدى المجموعات الأمينية عند تعددها فى الجزىء، بذرة الكربون التى تلى المجموعة ـ ك اا يد مباشرة. ونورد فيما يلى أسماء بعض الأحماض الأمينية الهامة المعروفة، وكذلك معادلاتها الكيماوية :

جلايسين	ك يد$_{٢}$ (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
ألانين[٢]	ك يد$_{٣}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
سيرين[٣]	ك يد$_{٢}$ ا يد . ك يد (ن يد$_{٢}$) ك اا يد
ڤالين[٤]	ك يد (ك يد$_{٣}$)$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد

(١) Glycine (٢) Alanine (٣) Serine (٤) Valine

ليوسين(١)	ك يد (ك يد$_{٣}$)$_{٢}$. ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
حامض الأسبارطيك	يد اا ك . ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
حامض الجلوتاميك(٢)	يد اا ك . ك يد$_{٢}$. ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
سستين	كب . ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد | كب . ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
فينيل ألانين(٣)	ك$_{٦}$ يد$_{٥}$. ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
تيروزين(٤)	يد ا ك$_{٦}$ يد$_{٤}$. ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد
تربتوفين(٥)	ك يد$_{٢}$. ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد | ك ——— (حلقة) ‖ يد ك ـ ن يد

والواقع أن المعلومات عن الطريقة الكيماوية التى تتكون بها الأحماض الأمينية فى النبات جد قليلة . والمعتقد أن أحماضاً دهنية معينة تمثل خطوة وسطية بين المواد الكربوايدراتية والأحماض الأمينية فى إنتاج هذه الأخيرة . فقد يتكون حامض الأسبارطيك مثلا ، وهو أحد الأحماض الأمينية النباتية الشائعة ، من اتحاد حامض الفيوماريك مع الأمونيا :

الفيوماريك		الأسبارطيك
ك يد . ك اا يد ‖ ك يد . ك اا يد	+ ن يد$_{٣}$ ←	ك يد$_{٢}$. ك اا يد | ك يد (ن يد$_{٢}$) . ك اا يد

وقد تتكون أنواع أخرى من الأحماض الأمينية نتيجة لتفاعلات مشابهة . ويحتمل قيام الإنزيمات بدور مساعد فى جميع مثل هذه العمليات البنائية . وعادة يكون بناء الأحماض الأمينية فى النباتات مصحوباً أو مسبوقاً ببناء الأسباراجين

Leucine (١) Glutamic acid (٢) Phenyl alanine (٣)
Tyresine (٤) Tryptophane (٥)

[ك ا (ن يد٢) . ك يد٢ . ك يد (ن يد٢) . ك اا يد] أو الجلوتامين
[ك ا (ن يد٢) . ك يد٢ . ك يد٢ . ك يد (ن يد٢) . ك اا يد] أو كليهما.

والسستين هو الحامض الأمينى الوحيد المحتوى على الكبريت ، والذى حصل عليه من التحلل المائى للبروتينات النباتية .

والظاهر أن بناء الأحماض الأمينية يمكن حدوثه فى أغلب الخلايا النباتية الحية . على أنه فى بعض أنواع من النباتات يتم اختزال النترات وكذلك بناء الأحماض الأمينية بصفة أساسية فى الجذور الصغيرة ، ولا يحدث إلا القليل من ذلك أو لا يحدث على الإطلاق فى أعضاء النبات الهوائية . ومن أمثلة هذه النباتات التفاح والخوخ والأسبارجس والبرجس وبعض الحشائش . وفى أنواع أخرى من النباتات ، كالبسلة والفول والطماطم ، يكون اختزال النترات وبناء الأحماض الأمينية سائدين فى أعضائها الهوائية .

(٣) مرحلة تكوين البروتينات

يسود الاعتقاد بأن البروتينات تتكون باتحاد جزيئات أحماض أمينية عديدة . ويستند هذا الاعتقاد إلى ما يأتى :

ا - تنتج البروتينات عند تحللها تحللا كاملا خليطاً من أحماض أمينية مختلفة .

ب - يزيد المحتوى البروتينى لبعض أنواع البذور أثناء نضجها على حساب نقص الأحماض الأمينية بها .

حـ - نجح « إميل فيشر » (١) فى ربط ثمانية عشر جزيئاً من جزيئات حمضية أمينية (خمسة عشر من الجلايسين وثلاثة من الليوسين) بعضها مع بعض بروابط ببتيدية ، منتجاً مركباً يعرف « بعديد الببتيد » . والرابطة الببتيدية هى تلك التى تتحد فيها المجموعة الأمينية لإحدى الجزيئات الحمضية الأمينية مع المجموعة الكربوكسيلية لجزىء حمضى أمينى آخر ، مع استخلاص الماء . وأبسط « ثنائى ببتيد » هو ذلك الذى ينتج من تكاثف جزيئين من الجلايسين :

---

(١) Emil Fischer

ك يد٢ (ن يد٢) . ك ا [ا يد + يد] ن يد . ك يد٢ . ك اا يد ←

ك يد٢ . ك ا . ن يد . ك يد٢ . ك اا يد + يد٢ ا
|
ن يد٢

ولثنائى الببتيد المتكون من تكاثف جزيئى حامض أمينى بمجموعة أمينية وأخرى كربوكسيلية يمكن أن ترتبط بهما أحماض أمينية أخرى . ولا يزال ربط جزيئات حمضية أمينية بإحدى هاتين المجموعتين أو كلتيهما بروابط ببتيدية يترك فى الجزىء المتكون مجموعة أمينية وأخرى كربوكسيلية . ويحتمل أن تتكون عديدات الببتيد والببتونات والبروتيوزات وأخيراً البروتينات بتكاثف جزيئات حمضية أمينية أكثر فأكثر بنفس هذه الطريقة . وتبعاً لوجهة النظر هذه ، يكون جزىء البروتين عبارة عن مركب طويل شبيه بسلسلة مؤلف من مئات من أصول حمضية أمينية يتصل بعضها مع بعض بروابط ببتيدية .

إلا أن بعض خواص البروتينات لا يمكن تفسيرها تفسيراً مرضيا على أساس نظرية الرابطة الببتيدية ، مما يوحى بوجود روابط أخرى أيضا فى البروتينات الطبيعية . ويرى بعض الباحثين أن البروتينات عبارة عن منتجات تكاثف لا لأحماض أمينية ولكن لمركبات حلقية معقدة .

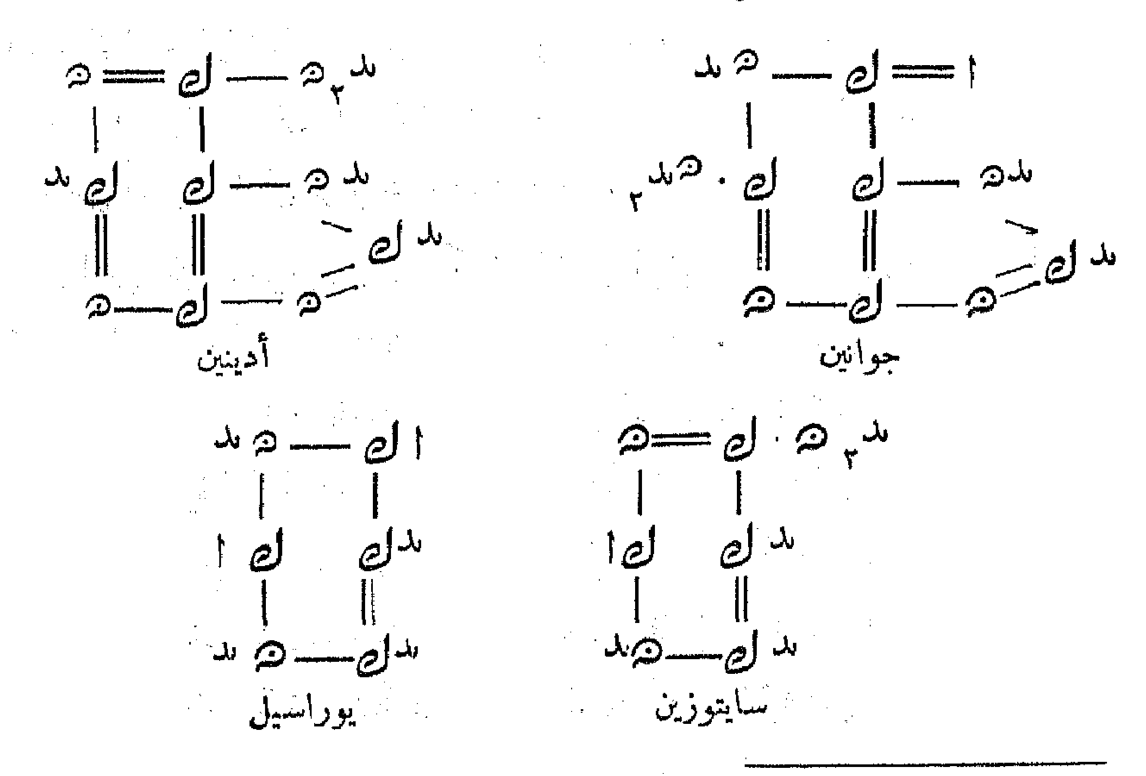
وليس من الضرورى أن تكون المناطق الرئيسية لبناء البروتينات مطابقة للمناطق الرئيسية لبناء الأحماض الأمينية فى النباتات . ويجب فى الواقع أن يميز تمييزاً واضحاً بين هاتين العمليتين . فنى بعض أنواع من النباتات يتم معظم بناء الأحماض الأمينية فى الجذور . أما تكاثف الأحماض الأمينية إلى بروتينات فيتم معظمه ، فى جميع النباتات ، فى المناطق المرستيمية أو فى أنسجة الادخار ، بالرغم من احتمال إمكان حدوث بعض ذلك فى معظم الخلايا . وكثيراً ما تنتقل الأحماض الأمينية من الأنسجة التى تتكون بها إلى أنسجة أخرى نائية قبل أن تتكاثف إلى بروتينات . ومن المعتقد بوجه عام أن مثل هذا الانتقال لا يحدث ، أو يحدث بدرجة ضئيلة ، فى حالة البروتينات .

ويتتج عن تكاثف الأحماض الأمينية فى المناطق المرستيمية تكوين البروتينات

البروتوبلازمية. أما في كثير من البذور ، وفى بعض أعضاء أخرى ، فإن تكاثفها يؤدى إلى تكوين بروتينات الادخار . وتتحلل معظم هذه البروتينات فيما بعد إلى أحماض أمينية تنتقل عادة إلى أنسجة أخرى حيث يعاد تمثيلها .

أما البروتينات التزاوجية فهى تلك البروتينات التى توجد متحدة اتحاداً كيماوياً، أو مرتبطة ارتباطاً طبيعياً ، مع مركبات أخرى بالخلايا . ويطلق البعض على مثل هذه الوحدات المعقدة « بروتيدات » .

وأما « البروتينات النووية »(١) فهى مجموعة من البروتينات المعقدة التى تؤلف جزءاً كبيراً من بروتينات النواة فى كل من الخليتين النباتية والحيوانية . وتتكون البروتينات النووية باتحاد البروتينات مع الأحماض النووية . والأحماض النووية مركبات معقدة تنتج عند تحللها تحللا مائيا كاملا حامض الفوسفوريك ، ومادة كربوايدراتية (ريبوز - يمينى الدورة عادة) ، وقاعدتى پيورين (جوانين وأدينين) (٢) ، وقاعدتى پيريميدين (سايتوزين ويوراسيل)(٣) . وجزيئات هذه القواعد حلقية وتحتوى على الأزوت .



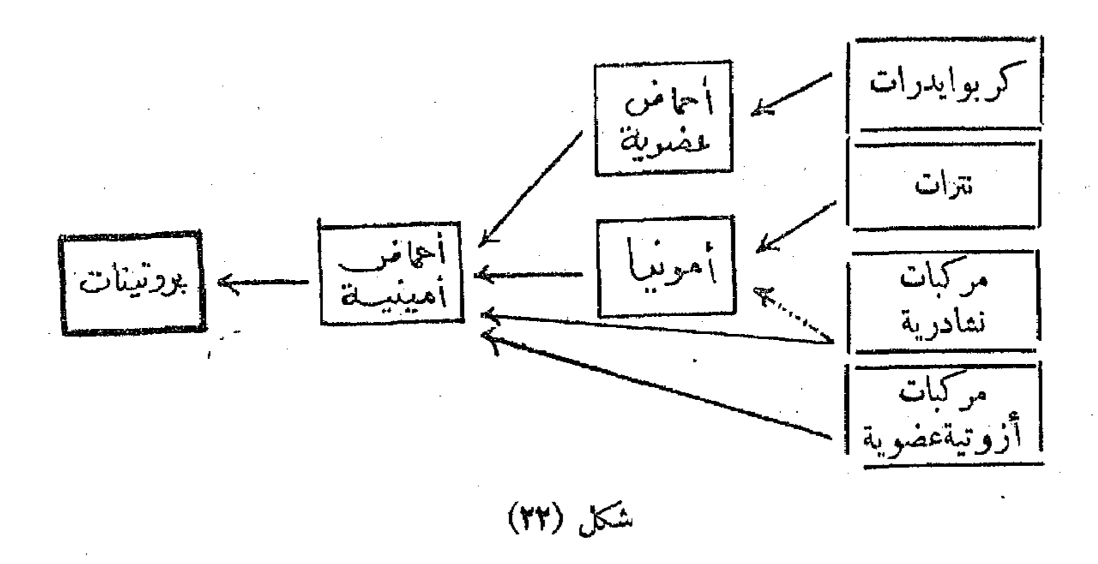
---

(١) Nucleoproteins

(٢) Two purine bases (guanine & adenine)

(٣) Two pyrimidine bases (cytosine & uracil)

ويمكن إيضاح الخطوات المختلفة فى بناء البروتينات إيضاحاً تخطيطياً كما يأتى :



شكل (٣٢)

نقطة التعادل الكهربائى للبروتين

نقطة التعادل أو الحياد هى النقطة التى يتساوى عندها عدد الكاتيونات مع عدد الأنيونات البروتينية . أو هى النقطة التى يكون عندها البروتين كأنه عديم الشحنة .

وإذا وجدت البروتينات مع ذائبات كهربائية فى وسط أكثر حموضة من نقط تعادلها ، فإن البروتينات تحمل شحنات موجبة وتعمل كقلويات وتتحد مع الأنيونات فقط مكونة أملاحاً بروتينية حامضية [١] . أما إذا كان الوسط أكثر قلوية من نقط التعادل ، فإن البروتينات تكون سالبة الشحنة وتعمل كأحماض وتتحد مع الكاتيونات فقط مكونة أملاحاً من نوع « بروتينات القاعدة »[٢] .

وقد قدر بعض العلماء [٣] نقط التعادل الكهربائى للبروتينات النباتية ، فوجد أنها تتراوح بين ٣،٤ ، ٥،٦ . وتبلغ فى المتوسط ٤،٨ .

ونظراً لأن العصير الخلوى للأنسجة النباتية يكون عادة طفيف الحموضة فقط (الأس الإيدروجينى من ٥،٥ — ٦،٥) ، فإن البروتينات النباتية تكون فى

---

(١) Protein-acid salts (٢) Base-proteins

(٣) Pearsall & Ewing 1924

الحالة العادية على الجانب القلوى من نقط تعادلها الكهربائى . ومن أجل ذلك فإنها تعمل كأنيونات .

وعند نقطة التعادل ، تنخفض قابلية ذوبان البروتين إلى أدنى حد ويترسب عادة ترسيباً عكسياً ، لأن البروتين يعود إلى الذوبان إذا ما زيدت حموضة أو قلوية المحلول . وعندها أيضاً ، تبلغ قابلية البروتين لتشرب الماء والانتفاخ فيه حدها الأدنى ، ومن أجل ذلك ينفصل البروتين عن مائه بأسهل ما يكون عند هذه النقطة . أما فى المحاليل الزائدة الحموضة أو القلوية عن نقطة التعادل الكهربائى ، فإن انتفاخ البروتينات يزداد ، كما تزداد خثورتها وضغطها الأزموزى ودرجة توصيلها .

تثبيت الأزوت (١)

تستطيع طائفتان من البكتيريا أن تثبت الأزوت الجوى فى مركبات عضوية وهما :

(١) بكتيريا رمية (سابروفيتية) (٢) تتحصل على طاقتها من مواد عضوية عفنة فى التربة .

(٢) بكتيريا تكافلية (٣) تعيش فى جذور أفراد العائلة البقولية.

أما تثبيت الأزوت بواسطة الطائفة الرمية فتقوم به غالباً مجموعتان من المتعضيات هما « مجموعة الأزوتوباكتر » (٤) المكونة من متعضيات هوائية شبه كروية ، و « مجموعة الكلوستريديم » (٥) وهى بكتيريا لاهوائية شبه عصوية . وكلا النوعين شائع فى التربة الجيدة التهوية ، حيث يتواجد النوع الهوائى حول سطوح حبيبات التربة ، بينما يوجد النوع اللاهوائى داخل تجمعات حبيبات التربة ، أو فى مناطق التربة التى تلاشى محتواها الأكسجينى بالتنفس .

---

(١) Nitrogen fixation

(٢) Saprophytic bacteria

(٣) Symbiotic bacteria

(٤) *Azotobacter* group

(٥) *Clostridium* group

وتعمل هذه البكتيريا على اتحاد الأزوت الغازى الموجود فى الهواء مع المركبات الكربوايدراتية الموجودة فى التربة . أى أن لهذه المتعضيات القدرة على استعمال الأزوت الجزيئى فى بناء البروتينات . أما الطاقة اللازمة للبناء فتأتى من تحلل أو أكسدة الكربوايدرات وغيرها من المركبات العضوية التى يحصل عليها المتعضى من التربة . فمثلا يحلل الكلوستريديم جراما من الكربوايدرات عند تثبيته ٢ - ٣ ملليجرامات من الأزوت ، ويؤكسد الأزوتوباكتر جرام كربوايدرات عند تثبيته ١٠ ملليجرامات من الأزوت . ومن الجلى أن نشاط هذه البكتيريا يؤدى إلى توافر مركبات الأزوت العضوية المعقدة بالتربة .

ولا يوجد الأزوتوباكتر عادة فى أنواع التربة التى تزيد حموضتها عن الأس الإيدروجينى ٦ . أما الكلوستريديم فيستطيع احتمال حموضة التربة التى تصل إلى الأس الإيدروجينى ٥ .

وأما تثبيت الأزوت عن طريق التكافل [١] فتقوم به أنواع مختلفة من رتبة « رايزوبيم » [٢] مثل « باشلس راديسيكولا » [٣] وهى بكتيريا عصوية تدخل جذور البقوليات عن طريق الشعيرات الجذرية وتسبب تكوين العقد على الجذور الصغيرة . وتعيش هذه البكتيريا داخل العقد ـ ومن ثم جاءت تسميتها « البكتيريا العقدية » [٤] ـ حيث تبنى مركبات أزوتية عضوية من كربوايدرات العائل ومن الأزوت الغازى بالهواء الجوى .

وتستعمل النباتات البقولية بعض المركبات الأزوتية التى تبنيها هذه المتعضيات فى عمليات تحولها البروتينى . وقد تتسرب بعض هذه المركبات من العقد إلى التربة المحيطة ، بينما يظل بعضها الآخر مرتبطا ببروتينات الخلايا البكتيرية ذاتها .

---

(١) Symbiosis

(٢) *Rhizobium*

(٣) *Bacillus radicicola*

(٤) Nodule bacteria

استحالة الأزوت العضوى الى نترات (١)

تؤثر بعض أنواع من البكتيريا على الأمونيا الناتجة من تحلل البروتينات وغيرها من المركبات الأزوتية العضوية فتحيلها إلى نترات . ويتم ذلك فى مرحلتين : أولاهما أكسدة الأمونيا إلى نتريت ، وتقوم بها المتعضيات التابعة لرتبتى « نيتروزوموناس ونيتروزوكوكاس » . أما المرحلة الثانية وهى أكسدة النتريت الناتجة فيقوم بها متعض آخر هو « النيترو باكتر » .

وتختلف جميع هذه المتعضيات بعضها عن بعض اختلافا مورفولوجيا واضحاً، ولكنها تتشابه فسيولوجياً من حيث استعمالها الطاقة المتحصلة من أكسدة الأمونيا أو النتريت فى البناء الكيماوى لمركباتها الكربوايدراتية من ثانى أكسيد الكربون والماء . ويبدو أن المواد الكربوايدراتية المتكونة لا تستعمل كمصدر للطاقة ، بل تستعمل فى عملية التمثيل فقط بجسم المتعضى . ومن هنا تختلف عملية تنفس هذه البكتيريا اختلافاً جوهرياً عن عملية تنفس النباتات الراقية ومعظم النباتات الأخرى غير الخضراء ، من حيث كون هذه البكتيريا تتحصل على طاقتها من أكسدة الأمونيا أو النتريت لا من أكسدة المواد الكربوايدراتية .

---

(١) Nitrification

الهـــدم

عمليات الهدم هي، كما سبقت الإشارة ، الشق الآخر من عمليات التحول الغذائي. وتتضمن تجزئة المواد الغذائية المدخرة بالخلية إلى مركبات بسيطة لأجل إطلاق الطاقة الكامنة بها واستغلالها . فدوام الحياة فى كل خلية حية إنما يتوقف على إمدادها بقدر مناسب من الطاقة إمداداً مستمراً .

التنفس

يطلق على العملية المؤدية لجعل الطاقة بحيث يتيسر للخلية استغلالها «التنفس». وتحدث هذه العملية الهدمية بصفة دائمة فى كل خلية حية ، فتؤدى إلى إطلاق كامن الطاقة من بعض المواد المعقدة ذات المحتوى الطاقى الكبير ، فيتاح للخلية استعمالها فى شتى العمليات الحيوية الأخرى .

وتكون عملية الهدم تامة ، بحيث تستحيل المادة المعقدة إلى مكوناتها الأصلية البسيطة ، متى كانت الأنسجة النباتية محوطة بالأكسجين أو الهواء الجوى المحتوى على تركيز مناسب (لايقل عن حوالى ٥ ٪) من الأكسجين . ويكون التنفس فى هذه الحالة عبارة عن عملية تأكسد تام أو احتراق فسيولوجى المادة المدخرة ، وينطلق كل ما كان كامنا بها من الطاقة . فى حالة الكربوايدرات التى من نوع الهكسوز تؤدى أكسدة جرام جزيئى (١٨٠ جم) من هذا السكر إلى إطلاق ٦٧٤ سعراً حراريا .

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ أ$_{٦}$ + ٦ أ$_{٢}$ ← ٦ ك أ$_{٢}$ + ٦ يد$_{٢}$ أ + ٦٧٤ سعراً

أى أن جرام الهكسوز ينتج ٣,٧٤ سعرا . أما عندما تكون المركبات الدهنية هى المواد المؤكسدة فى عملية التنفس، كما هى الحال بصفة خاصة فى كثير من البذور، فإن القيمة الحرارية التقريبية لكل جرام من الدهن تبلغ ٩,٥ سعرا . وتبلغ القيمة الحرارية لجرام البروتين نحوا من ٥,٧ سعرا .

ويسمى هذا النوع من التنفس «التنفس الأكسجينى أو الهوائى» (١) .

---

(١) Oxygen or aerobic respiration

أما إذا حفظت الأنسجة النباتية بعيدة عن الأكسجين ، فإن المادة المدخرة تتجزأ ، لا عن طريق أكسدتها بل بفعل بعض الإنزيمات (كمعقد الزايميز) ، إلى مركبات متوسطة التعقيد . وتكون كمية الطاقة المنطلقة ضئيلة بالنسبة لما ينطلق من المادة ذاتها عند أكسدتها إلى خاماتها البسيطة .

$$\text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} \xrightarrow{\text{زايميز}} ٢\ \text{ك أ}_{٢} + ٢\ \text{ك}_{٢}\text{يد}_{٥}\text{ أيد} + ٢٤ - ٢٨\ \text{سعراً}$$

ويسمى هذا النوع من التنفس « التنفس اللا أكسجيني أو اللاهوائي » (١) .

وتؤدى استطالة فترة التنفس اللاهوائي إلى الإضرار ، أو حتى إلى إماتة كثير من الأنسجة النباتية . ويرجع ذلك إلى أن الطاقة المنطلقة أثناء هذه العملية تكون من الضآلة بحيث لا تكفي لاطراد جميع العمليات الحيوية الأخرى المعتمدة على الطاقة التنفسية ، كبناء الدهون والأحماض الأمينية وكثير غيرها من منتجات التحول الغذائي بالخلية النباتية ، فتتعطل بعض هذه العمليات أو تتوقف نهائياً . وواضح من المعادلتين السابقتين ، أن أكسدة جرام واحد من الهكسوز أثناء التنفس الهوائي تؤدى إلى إطلاق قدر من الطاقة يبلغ نحوا من ستة وعشرين ضعفاً من الطاقة المنطلقة من نفس كمية الهكسوز في حالة التنفس اللاهوائي ، ولعل هذا أحد أسباب عدم احتمال كثير من الأنسجة - وعلى الأخص تلك التي تتم فيها عمليات التحول بنشاط تام - استطالة الظروف اللاهوائية . أما الأنسجة الشائخة البطيئة عمليات التحول ، كالفواكه الناضجة ، فتستطيع عادة احتمال الظروف اللاهوائية مدى أطول دون أن تضار .

هذا وقد تتراكم بعض منتجات التنفس اللاهوائي ، كالكحول وغيره من المركبات الضارة ، بتركيزات عالية تؤثر في حيوية البروتوبلازم وتؤدى في معظم الأحيان إلى هلاكه .

Non - oxygen or anaerobic respiration (١)

العلاقة بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى

يرى بعض العلماء(١) أن لا علاقة مطلقا بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى، وأن النوع الأخير إن هو إلا ظاهرة مرضية غير ذات معنى حيوى ، أو هو تهيؤ حيوى ناتج عن نقص الأكسجين فى البيئة ، تحت ظروف طبيعية نادرة ، بحيث إذا استطالت هذه الظروف عجز النبات عن احتمالها .

على أنه توجد أسباب كثيرة تحمل على الاعتقاد فى وجود ترابط وثيق بين هذين النوعين من التنفس فى أنسجة النباتات الراقية .

فمنذ عام ١٨٧٨ ، وضع « فيفر »(٢) نظرية تتضمن وجود هذا الترابط ، مؤداها أن التنفس الهوائى يتم فى مرحلتين . فيتجزأ السكر فى أولاهما تجزئة لاهوائية إلى كحول إثيلى وثانى أكسيد كربون . ثم يتأكسد الكحول فى المرحلة الثانية إلى ثانى أكسيد كربون وماء .

ومن أهم ما يؤخذ على هذه النظرية ، ما أوضحته التجارب من أن الخلايا النباتية إما أنها تعجز عن أكسدة الكحول الإثيلى ، وإما أنها تؤكسده ـ إن استطاعت ـ بمعدل يقل كثيراً عن معدل أكسدتها للمادة الكربوايدراتية المشتق منها الكحول .

وفى عام ١٩٢٧ ، أدخل العالم الروسى « كوستيتشيف »(٣) تعديلا هاما على نظرية فيفر جعلها ، على الأقل ، أساساً صالحا لإيضاح الترابط بين نوعى التنفس فى خلايا النباتات الراقية . ومؤدى هذا التعديل أن المرحلة اللاهوائية لا تؤدى إلى إنتاج الكحول الإثيلى ، وإنما يتحول السكر فيها ، بفعل بعض إنزيمات معقد الزايميز ، إلى منتجات وسطية سهلة التأكسد (حامض الفوسفوجليسريك وحامض البيروفيك والأستالدهيد) . وتتم هذه المرحلة فى وجود الأكسجين أو غيابه على السواء ، أى أن هذه المرحلة هى الخطوة الاولى فى نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى

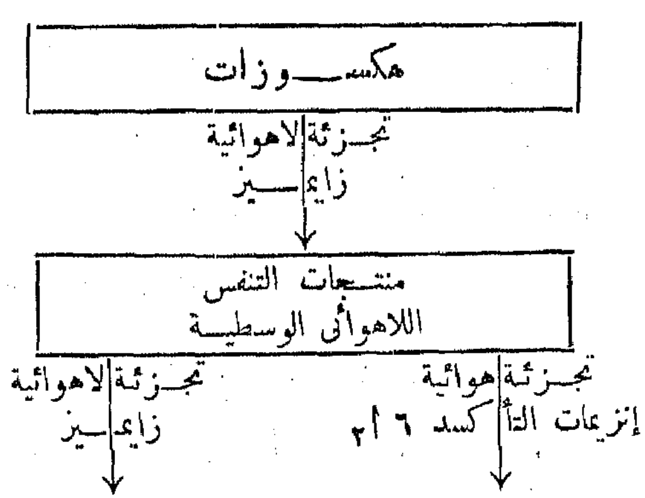
---

(١) Lundsgaard & Boysen - Jensen

(٢) Pfeffer

(٣) Kostytchev

والمعتقد أن سلسلة تفاعلات هذه المرحلة مطابقة تماما لسلسلة تفاعلات الاختمار الكحولي إلى ماقبل إنتاج الكحول مباشرة (راجع معادلات الاختمار ص١١٧-١٢٠). أما مايلي هذه المرحـــلة من تفاعلات ، فيتوقف تماماً على وجود أو عدم وجود الأكسجين . ففي وجوده ، تتأكسد المركبات الوسطية ، بفعل إنزيمات التأكسد والاختزال، أكسدة تامة إلى ثاني أكسيد كربون وماء. وفي عدم وجود الأكسجين يطرد التفاعل اللاهوائي وتتجزأ المركبات الوسطية ، ربما بفعل إنزيمات أخرى من معقد الزايمز ، إلى كحول وثاني أكسيد كربون . ويمثل شكل (٢٣) إيضاحاً تخطيطيا لهذه النظرية المعدلة .



٦ ك أ٢ + ٦ يد٢ أ + ٦٧٤ سعراً   ٢ ك٢ يد٥ أ يد + ٢ ك أ٢ + ٢٥ سعراً

شكل (٢٣)

ومن بين الدلائل والملاحظات التي ترتكز عليها هذه النظرية المعدلة ما يأتي :

١ ـــ تنفس عمـوم النباتات الراقيـة تنفساً لاهوائيـاً عنـــد حرمانها من الأكسجين .

٢ ـــ وجود معقد الزايمز ـ كما يبدو ـ في خلايا جميع النباتات الراقية .

٣ ـــ الكشف عن وجود بعض منتجات التنفس اللاهوائي الوسطية في أنسجة النباتات أثناء تنفسها تنفساً هوائياً . فقد أوضح « جوستافسون » (١) (١٩٣٤) أن الأستالدهيد يوجد على الدوام بأنسجة ثمار الطماطم أثناء تنفسها . كما استطاع « كلاين وبيرشلي » (٢) أن يثبتا كميات صغيرة من الأستالدهيد في

---

(١) Gustafson

(٢) Klein & Pirschle

صورة « أستالدوميدون » بإضافة مركب « الدايميدون » إلى أنسجة بعض النباتات الراقية أثناء تنفسها فى الهواء الجوى .

٤ — الزيادة المؤقتة فى معدل التنفس الهوائى للأنسجة النباتية بعد حفظها فترة من الزمن تحت ظروف لاهوائية . فعند إعادة تعريض أنسجة محرومة من الأكسجين لظروف هوائية ، يرتفع معدل تنفسها الهوائى ارتفاعاً مؤقتاً بالنسبة لمعدله قبل الفترة اللاهوائية . ويبدو أن مرد هذا الارتفاع هو تراكم المركبات الوسطية السهلة التأكسد بالخلايا أثناء الفترة اللاهوائية .

٥ — زيادة معدل تنفس البادرات النباتية عند تغذيتها بسكريات متخمرة ، مما يدل على إمكان استعمال بعض منتجات الاختمار الوسطية (ومن قبيل الاستنتاج ، منتجات التنفس اللاهوائى) كمادة استهلاك فى عملية التنفس العادى .

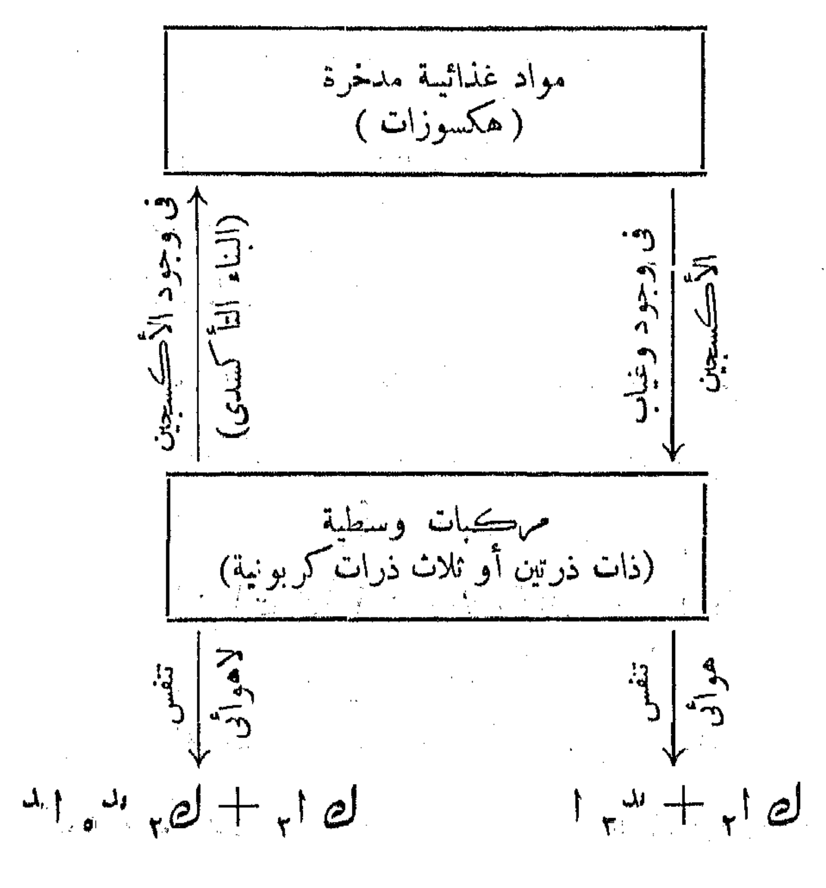
٦ — عجز جميع إنزيمات التأكسد والاختزال عن تنشيط أكسدة السكر مباشرة . مع أن بعض هذه الإنزيمات نفسها تستطيع أن تؤدى إلى أكسدة منتجات التنفس اللاهوائى الوسطية إلى ثانى أكسيد كربون وماء .

وقد أجرى « بلاكمان وبعض تلاميذه » (١) بحوثاً شاملة فى نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى لثمار التفاح ، خلصوا من نتائجها بما يتفق ، بصفة عامة ، مع النظريات السالفة . وقد أضاف بلاكمان لما تقدم نقطتين هامتين ، تتلخص أولاهما فى أن الحاجة للأكسجين غير قاصرة على أكسدة منتجات التنفس اللاهوائى الوسطية وحسب ، بل يبدو أن الأكسجين ذو تأثير هام فى « تنشيط » (٢) جزيئات الهكسوز . أى أنه كلما ازداد توافر الأكسجين حول الأنسجة ، ارتفع معدل تحول الهكسوزات إلى الصورة النشطة (ربما جلوكوز - أو فركتوز - جاما) .

أما النقطة الأخرى المستنبطة من أبحاث بلاكمان ، فهى أن كربون المركبات الوسطية لا يتأكسد جميعه إلى ثانى أكسيد كربون ، بل إن ثلاثة أرباع هذا الكربون تقريباً تعود فتتحول - بطريقة مجهولة - إلى مركبات خلوية معقدة (ربما كربوايدرات) . وقد أطلق بلاكمان على هذه العملية « البناء التأكسدى » (٣) .

Blackman & Parija (١)
Activation (٢)
Oxidative anabolism (٣)

ويظهر فى شكل (٢٤) إيضاح تخطيطى للترابط بين عمليتى التنفس الهوائى واللاهوائى كما يراه بلاكمان .



شكل (٢٤)

وقد استند بلاكمان فيما خلص إليه من نتائج إلى أن معدل استنفاد السكر ، فى بعض الأنسجة النباتية كالتفاح ، يزيد تحت الظروف اللاهوائية زيادة واضحة عن معدل استنفاده فى الهواء . أى أن وجود الأكسجين يعمل على حفظ مادة الاستهلاك في عملية التنفس .

ولكى يوضح بلاكمان تأثير الأكسجين فى حفظ كربوايدرات خلايا التفاح ، عمد إلى اتخاذ الوحدات الكربونية أساساً لتقدير فقد السكر فى وجود أو غياب الأكسجين، وإلى اعتبار معدل فقد الكربون أثناء التنفس الهوائى الوحدة ويؤخذ من معادلة التنفس اللاهوائى (ص ١٤٨) أن معدل فقد الكربون من إنتاج الكحول الإثيلى يبلغ ضعف معدله من إنتاج ثانى أكسيد الكربون المقدر عملياً

أى أن كمية المادة المستنفدة فعلا فى التنفس تبلغ ثلاثة أضعاف الكمية المقدرة حسابياً من إنتاج ثانى أكسيد الكربون وحده .

معدل فقد الكربون أثناء التنفس الهوائى = ١

معدل فقد الكربون من إنتاج ثانى أكسيد الكربون فى غياب الأكسجين = ١,٣

معدل فقد الكربون من إنتاج الكحول فى غياب الأكسجين = ٢,٦

معدل فقد الكربون الكلى فى غياب الأكسجين = ٣,٩

ويؤخذ من ذلك أنه فى مقابل كل ذرة كربونية تفقد أثناء التنفس الهوائى ، تحفظ ٢,٩ ذرات كربونية كان مفروضاً تحولها ، فى غياب الأكسجين ، إلى كحول وثانى أكسيد كربون .

وواضح أنه إذا لم يتغير معدل استهلاك السكر فى غياب الأكسجين عن معدله فى وجوده ، فإن نسبة معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون تحت ظروف لاهوائية إلى معدل إنتاجه تحت ظروف هوائية تكون (كما يؤخذ من معادلتى نوعى التنفس ص ١٤٧، ١٤٨) ٠,٣٣ . وقد قدر كثير من الباحثين هذه النسبة فى كثير من الأنسجة النباتية ، فحصلوا على نتائج متعددة متباينة . ففى بذور الحنطة السوداء (١) حصل ليتش ، (٢) على قيم لم تجاوز ، فى المتوسط ، ٠,٣٣ . إلا قليلا جداً . فاستدل من ذلك على عدم تغير معدل استنفاد السكر عند نقل هذه البذور من ظروف لاهوائية إلى أخرى هوائية . أى أن وجود الأكسجين لم يؤد إلى حفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس . أما الذرة والبسلة (٣) فقد قلت قيم النسبة فيهما عن ٠,٣٣ ، مما يدل على أن معدل استهلاك مادة التنفس يزيد فى الهواء عن معدله بعيداً عن الهواء . أى أن وجود الأكسجين لا يؤدى إلى عرقلة معدل فقد الكربون ، وإنما إلى سرعه. على أن النسبة قد بلغت من ٠,٤٢ إلى ٠,٥٨ فى عباد الشمس ، ومن ٠,٣٧ إلى ٠,٤٢ فى الكوسة ، ومن ٠,٤٠ إلى ٠,٧٢ فى الخروع (أنظر جدول ٦) . ويبدو أن وجود الأكسجين يمكن أن يؤدى إلى عرقلة معدل فقد الكربون من مثل هذه النباتات .

---

(١) Buckwheat, *Fagopyrum esculentum*

(٢) Leach 1935—1936

(٣) *Zea mais* and *Lathyrus odoratus*

بادرة	التنفس اللاهوائى / التنفس الهوائى	بادرة	التنفس اللاهوائى / التنفس الهوائى
بسلة الزهور	0.25 0.18 0.25 0.20	عباد الشمس	0.52 0.58 0.57 0.42
الحنطة السوداء	0.36 0.31 0.36 0.37	السكوسة	0.41 0.37 0.42
الذرة	0.29 0.28 0.26 0.17	الخروع	0.43 0.40 0.72

جدول (٦)

وإذا رمزنا لمعدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون هوائياً بالحرف هـ ، فإن معدل فقد الكربون فى الهواء يكون $\frac{١٢}{٤٤}$ هـ . وبالمثل ، إذا كان معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون لاهوائياً ل ، يكون معدل فقد الكربون $\frac{١٢}{٤٤}$ ل . وإذا كان معدل إنتاج الكحول الإثيلى ، فى المتوسط ، ك ، فإن معدل فقد الكربون يكون $\frac{٢٤}{٤٦}$ ك . وواضح أنه إذا كان وجود الأكسيجين من شأنه أن يحفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس ، فإن قيمة $\left[\left(\frac{١٢}{٤٤}\text{ل} + \frac{٢٤}{٤٦}\text{ك}\right) - \frac{١٢}{٤٤}\text{هـ}\right]$ أو بصورة أخرى $\left[\left(١ + ١٫٠٩١\,\frac{\text{ك}}{\text{ل}}\right) - \frac{\text{هـ}}{\text{ل}}\right]$ ، يجب أن تكون موجبة .

وبالاطلاع على جدول (٧) ، المأخوذ من تحليل نتائج « بويسن ينسن » [١] التى قدر فيها النسب $\frac{\text{ل}}{\text{هـ}}$ و $\frac{\text{ك}}{\text{ل}}$ معاً ، نجد ما يدل على حفظ مادة الاستهلاك أثناء التنفس فى ثمار العنب الخضراء والزرقاء ، وفى جذور الجزر وفلقات البسلة . ويبدو أن فقد الكربون يتم بمعدل واحد تحت الظروف الهوائية واللاهوائية فى نوع البطاطس الذى لم ينتج كحولا . على أنه قد يكون لوجود الأكسجين أثر

(١) نقلا عن « توماس » M. Thomas (١٩٤٠) .

مادة الاختبار	$\frac{ل}{هـ}$	$\frac{ك}{ل}$ *	$\left[(١ + ١,٩١ \frac{ك}{ل}) - \frac{هـ}{ل}\right]$
عنب أخضر . .	١,٢٠	٠,٨١	+ ١,٧١
عنب أزرق . .	٠,٧٤	٠,٨٨	+ ١,٣٣
جذر الجزر . .	١,١٠	٠,٩١	+ ١,٨٣
جذر الجزر . .	٠,٥٨	٠,٦٩	+ ٠,٦٠
فلقات البسله . .	٠,٨٣	٠,٦٥	+ ١,٠٤
أوراق الناستورتيم .	٠,٥٥	٠,٢٤	— ٠,٣٦
درنات البطاطس .	١,٠٠	صفر	صفر
درنات البطاطس .	١,١٠	٠,٢٠	+ ٠,٤٧
درنات البطاطس .	٠,٧٣	٠,٣٣	+ ٠,٢٦
بادرات الخردل .	٠,١٨	٠,٥٠	— ٠,٦٣

جدول (٧)

طفيف فى حفظ مادة الاستهلاك فى نوعى البطاطس الأخريين ، وإن كانت الفروق من الضآلة بحيث يجدر أن لا يرتب عليها نتائج قاطعة . أما فى بادرة الخردل ، وإلى حد ما فى أوراق الناستورتيم ، فإن فقد مادة الاستهلاك كان أعظم فى الهواء منه بعيداً عن الهواء .

ومما تجدر الإشارة إليه فى هذا الصدد ، استكمالا للبحث ، أن افتراض « البناء التأكسدى » الذى ساقه بلاكمان ، ليس إلا واحداً من عدة تفسيرات ممكنة للنتائج السالفة الدالة على حفظ مادة الاستهلاك فى وجود الأكسجين . فإذا كان

---

* لو كان التنفس اللاهوائي منطوياً كلية على عملية اختمار كحولي ، للزم أن تكون نسبة معدل إنتاج الكحول إلى معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون ١,٠٤ ، أى نفس النسبة بين الكحول وثانى أكسيد الكربون الناتجين من التجزئة الزايميزية (الاختمار الكحولى) بالمعمل . غير أن معظم القيم المعلومة لهذه النسبة تقل عن الوحدة ، كما يتبين من الأرقام المدرجة بالعمود الثانى من الجدول . وقد يرجع ذلك إلى تحول بعض الكحول ، بمجرد إنتاجه ، إلى مركبات أخرى ، أو إلى تراكم بعض منتجات التجزئة ، كالأستالدهيد ، إلى جانب الكحول الناتج .

صحيحاً ما ذهب إليه « ليمان » (١) من خفض التجزئة الزايميزية بفعل الأكسجين النشط ، فإنه يعلل لحفظ الكربوايدرات بأن تجزئتها الهوائية ، إلى مركبات ذات ثلاث ذرات كربونية ، تكون أقل نشاطاً من تجزئتها اللاهوائية . وذهب البعض إلى أن معدل إمداد الإنزيم بمادة تفاعله يكون ، في وجود الأكسجين ، أبطأ منه تحت ظروف لاهوائية . أي أن هذا البعض يرجع حفظ الكربوايدرات إلى نقص في النفاذية ، أو إلى زيادة في المقـــاومة الداخلية . وعلى كل ، فإن تمحيص هذه الافتراضات المختلفة لا يزال في حاجة إلى مزيد من البحث .

ومن الاعتراضات القائمة ضد هذه الافتراضات ، المبنية على وجود الترابط بين نوعي التنفس ، ما استشهد به « لوندجارد » من أن يودوخلات الصوديوم تعطل عملية الاختمار في فطر الخميرة تعطيلا تاماً ، بينما هي لا تكاد تؤثر ، في البداية ، في امتصاص الأكسجين المستنفد ـ حسب اعتقاده ـ في أكسدة الكربوايدرات أثناء تنفس الخميرة الحية . ورتب لوندجارد على ذلك أن عمليات التأكسد التي يؤدي إليها امتصاص الأكسجين ، لا يلزم أن تتعلق بمنتجات التجزئة الزايميزية في هذا الفطر . ووجد « بويسن ينسن » أيضاً ، أن اختمار فلقات البسلة المنقوعة في محلول يودوالخلات قد انخفض انخفاضاً أعظم نسبياً من انخفاض امتصاص الأكسجين . ورأى بويسن في هذه النتيجة دليلا إضافياً يعزز وجهة النظر القائلة باستقلال عملية التنفس عن عملية الاختمار .

على أن « تيرنر » (٢) (١٩٣٧) قد أجرى تجارب مماثلة ، مستعملا أقراص الجزر ، خلص من نتائجها إلى نقد ومعارضة ما انتهى إليه لوندجارد ومؤيدوه . ولا ريب أن الاعتراضات السالفة لا تزال ، في مجموعها ، غير مقنعة للتحول عن افتراض أن معقد الزايميز ، الواسع الانتشار بالخلايا النباتية ، يساهم بطريقة أو أخرى في عمليات التحول التأكسدية الهوائية .

وهكذا يفترض أن تتابع الأطوار في نوعي التنفس الهوائي واللاهوائي

---

(١) Lipmann

(٢) J. S. Turner

متماثل حتى طور تكوين المنتجات الوسطية، ذات الذرتين أو الثلاث ذرات كربونية. أما تفاصيل الخطوات التى تتحول بها هذه المنتجات اللاهوائية إلى ثانى أكسيد كربون وماء فى وجود الأكسجين، فقد وضع لها كثير من الافتراضات التى يعوزها تتابع الأدلة المعززة المقنعة.

معامل التنفس

يطلق على نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المنطلق إلى حجم الأكسجين الممتص ($\frac{\text{ك أ}_2}{\text{أ}_2}$) أثناء عملية التنفس، معامل التنفس أو النسبة التنفسية، (١)

وتتوقف قيمة هذا المعامل أساسياً على العوامل الداخلية التالية :

(١) نوع مادة الاستهلاك

يلاحظ أنه إذا كانت المادة المستنفدة أثناء التنفس من نوع الكربوايدرات فإن معامل التنفس يكون مساوياً الوحدة.

ك٦ يد١٢ أ٦ + ٦ أ٢ ←—— ٦ ك أ٢ + ٦ يد٢ أ + طاقة

أى أن المعامل $\frac{٦}{٦}$ = ١ .

أما إذا كانت المادة المستنفدة فى التنفس أفقر نسبياً من الكربوايدرات فى الأكسجين (أى تقل فيها نسبة الأكسجين إلى الكربون عنها فى الكربوايدرات)، كالدهون أو البروتينات، فإن معامل التنفس يكون أقل من الوحدة، لأن أكسدة مثل هذه المواد تحتاج لقدر من الأكسجين أكبر مما يلزم لأكسدة الكربوايدرات. وتمثل المعادلة التالية الأكسدة التامة للپالمتين (دهن).

٢ ك٥١ يد٩٨ أ٦ + ١٤٥ أ٢ ←—— ١٠٢ ك أ٢ + ٩٨ يد٢ أ
+ ١٥١٨٠ سعراً تقريباً

أى أن المعامل $\frac{١٠٢}{١٤٥}$ = ٠٫٧ ...

---

(١) Respiratory quotient or ratio

وعند أكسدة المواد الدهنية يكون معامل التنفس أقل من الوحدة سواء استعملت الدهون استعمالا مباشراً كمواد استهلاك فى عملية التنفس ، أو ـ كما يذهب الظن بأكثر الباحثين ـ تحولت أولا إلى سكريات بسيطة تعمل بدورها كمواد استهلاك فى هذه العملية . وفى الحالة الأخيرة ، يستغل جزء كبير من الأكسجين الممتص فى عملية التحويل التى هى عملية تأكسد . ولا تكون هذه العملية مصحوبة بإطلاق ثانى أكسيد الكربون ، وإنما ينطلق هذا الغاز عند أكسدة السكريات الناتجة فقط . أى تكون نتيجة هاتين العمليتين امتصاص حجم من الأكسجين يفوق حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد ، فيكون معامل التنفس الناتج أقل من الوحدة .

وكذلك تقل نسبة الأكسجين إلى الكربون فى المواد البروتينية ، وأيضاً فى منتجات تحللها ، عنها فى الكربوايدرات . وينتج عن أكسدة مثل هذه المركبات أن يكون معامل التنفس أقل من الوحدة (حوالى ٠,٥) .

أما إذا كانت مادة الاستهلاك أغنى من الكربوايدرات بالنسبة للأكسجين ، كالأحماض العضوية ، فإن معامل التنفس يكون أكبر من الوحدة ، كما يتبين من معادلات الأكسدة التامة لأحماض الأكساليك والماليك والطرطريك ، وهى من الأحماض العضوية النباتية الشائعة .

٢ (ك ا ا يد / ك ا ا يد) + ا٢ ← ٤ ك ا٢ + ٢ يد٢ ا + ٦٠ سعراً تقريباً

ك ا ا يد . ك يد ا يد . ك يد٢ . ك ا ا يد + ٣ ا٢ ←
٤ ك ا٢ + ٣ يد٢ ا + ٣٢٠ سعراً

٢ ك ا ا يد . ك يد ا يد . ك يد ا يد . ك ا ا يد + ٥ ا٢ ←
٨ ك ا٢ + ٦ يد٢ ا + طاقة .

أى أن المعامل لحامض الأكساليك = ٤ ، ولحامض الماليك $\frac{٤}{٣}$ = ١,٣٣ ، ولحامض الطرطريك $\frac{٨}{٥}$ = ١,٦ .

(٢) درجة تأكسد مادة الاستهلاك

قد يحدث ألا تتأكسد مادة الاستهلاك (الكربوايدرات أو غيرها) أكسدة تامة ، بل تتحول إلى مركب عضوى آخر أعلى تأكسداً من المادة ذاتها . ففى بعض أنواع النبات ، وبخاصة ذات الأنسجة الطرية كالتين الشوكى ، يتكون من الأكسدة غير التامة للكربوايدرات أحماض عضوية ، كحامض الماليك أو غيره .

$$2\,\text{ك}_6\,\text{يد}_{12}\,\text{ا}_6 + 3\,\text{ا}_2 \rightarrow 3\,\text{ك}_4\,\text{يد}_6\,\text{ا}_5 + 3\,\text{يد}_2\,\text{ا} + 386\ \text{سعراً}$$

ويكون معامل التنفس فى أنسجة هذه النباتات جد منخفض (٠,٠٣ فى التين الشوكى) ، أو منعدما ، نظراً لعدم انطلاق ثانى أكسيد الكربون أثناء مثل هذه العمليات .

(٣) تركيز الأكسجين حول الأنسجة

تتنفس أنسجة النباتات الراقية ، عند نقص الأكسجين حولها عن التركيز المناسب ، تنفساً لاهوائياً إلى جانب تنفسها الهوائى . فقد يحدث أن تتنفس بعض خلايا النسيج تنفساً لاهوائياً ، بينما تتنفس خلاياه الأخرى هوائيا . ففى أطوار الإنبات الأولى للبذور ذات القصرة غير المنفذة جيداً للأكسجين ، كبذور البسلة ، يحدث التنفس الهوائى فى نطاق ضيق محدود فقط ، إلى جانب التنفس اللاهوائى الأوسع نطاقاً . وفى مثل هذه الظروف قد يكون حجم ثانى أكسيد الكربون المنطلق كبيراً جداً بالقياس إلى حجم الأكسجين الممتص ، ويكون معامل التنفس أعلى كثيراً من الوحدة . ويرجع ذلك إلى أن انطلاق ثانى أكسيد الكربون أثناء التنفس اللاهوائى لا يقابله امتصاص ما للأكسجين . بيد أن التنفس اللاهوائى يتوقف تماماً ، أو يكاد ، بمجرد تمزق القصرة ، حين يصبح فى الإمكان وصول الأكسجين إلى أنسجة الجنين الناشىء .

(٤) اقتران التنفس بعمليات أخرى تتضمن إطلاق أو استهلاك الأكسجين

لا تنفرد عملية التنفس وحدها بامتصاص الأكسجين دون غيرها من العمليات الحيوية التى تحدث بالخلية النباتية ، والتى يتضمن الكثير منها إطلاق أو استهلاك الأكسجين ، وتتأثر قيمة معامل التنفس « الظاهرى » إذا ما اقترن التنفس فى ذات

الوقت بواحدة أو أكثر من هذه العمليات. ففى البذور الناشئة التى تختزن الدهون مثلا ، تتحول الكربوايدرات البسيطة إلى مركبات دهنية تقل فى جزيئاتها نسبة الأكسجين إلى الكربون، أى أن عملية البناء الدهنى تتضمن إخراج قدر من الأكسجين يعمل كمصدر إمداد داخلى يمكن استغلاله فى التنفس. وعلى ذلك يكون حجم الأكسجين الذى تمتصه البذور من البيئة الخارجية فى هذه الأثناء أقل من حجم ثانى أكسيد الكربون المنطلق ، ويكون معامل التنفس « الظاهرى » أكبر من الوحدة (١,٢٢ لبذور الكتان أثناء بلوغها) .

ومن الجلى أن عكس ماتقدم تماماً يحدث أثناء إنبات البذور الدهنية حيث تتحول الدهون إلى سكر تحولا ينطوى على استهلاك الأكسجين ، ويكون معامل التنفس أقل من الوحدة (٠,٣ لبذور الخروع النابتة) .

ويلاحظ أن معامل التنفس «الظاهرى» يكون منخفضاً أيضاً فى ثمار التفاح التى غدت ذات لون بنى فى جو من الهواء المحتوى على بخار الكلوروفورم . وقد يرجع هذا الانخفاض إلى أن التغيرات اللونية ، التى تحدث إثر عطب الأنسجة ، تكون مصحوبة بامتصاص الأكسجين الذى لا علاقة له بالتنفس . والمركبات ذات اللون البنى المتكونة هى منتجات تأكسد بعض المواد الفينولية .

النمـــو

النمو هو أحد المميزات البارزة من صفات المادة الحية . ويمكن تعريف النمو بصفة عامة بأنه التغير المستمر فى الحجم المقترن عادة بالتغير فى الشكل والزيادة فى الوزن .

وقد لا تقترن الزيادة فى الحجم بزيادة فى الوزن . ففى البذور النابتة يظل وزن المادة الجافة فى البادرة والبذرة معاً ، لبضعة أسابيع ، أقل منه فى البذرة الأصلية . ومع ذلك يكون الجذير والسويقة قد تغيرا شكلا وزادا وزنا . وإن تناقص وزن المادة الجافة فى البذرة كلها . وبالمثل ينقص وزن براعم النباتات الخشبية ، لفترة قصيرة ، عند استئناف نموها فى فصل الربيع . ويتناقص أيضاً الوزن الكلى الجاف للنباتات الناشطة النمو أثناء ساعات الليل .

ويجب أن يلاحظ أيضاً أنه ليست كل زيادة فى الحجم يجوز اعتبارها نموا ، فانتفاخ الخشب مثلا عند تشربه الماء ليس نمواً على الإطلاق . وإنما النمو هو الزيادة التى ترجع دائماً إلى عمليات داخلية .

والنمو هو نتيجة يساهم فى الإفضاء إليها مساهمة معقدة كثير من عمليات التحول الغذائى وعمليات حيوية طبيعية تتم فى مناطق تكاثر الخلايا ومناطق كبرها واستطالتها وتنوعها . فمناطق التكاثر الخلوى (الأنسجة الإنشائية) هى مراكز ناشطة لتحولات غذائية هائلة ، حيث تستعمل المواد الغذائية فى بناء مادة بروتوبلازمية جديدة ، وحيث تتأكسد بعض المركبات فى عمليات التنفس فتتوافر بذلك الطاقة المنطلقة التى تلزم لكثير من العمليات البنائية المختلفة . وتتكون بروتينات المادة البروتوبلازمية بتكاثف الأحماض الأمينية الواردة لهذه المناطق المرستيمية ، أو المتكونة بها من الكربوايدرات والمركبات الأزوتية .

وتقترن زيادة البروتوبلازم بعملية الانقسام النووى ، ويلى ذلك بناء جدر خلوية جديدة تنتج مكوناتها السيليلوزية والبكتينية وغيرها من تكاثف جزيئات الكربوايدرات البسيطة القابلة للذوبان . ثم يتزايد حجم الخلايا الناشئة نتيجة

لتشرب هلاميات المادة البروتوبلازمية والجدر الخلوية الماء . وتطرد هذه الزيادة فى الحجم بعد تكوين الفجوات العصارية بالخلايا بفعل الخاصية الأزموزية من جهة وبفضل لدونة الجدر الخلوية الحديثة وقابليتها للمط من جهة أخرى . ويبدو أن لأنواع خاصة من المركبات (الأوكسينات) تأثيراً فى ليونة وتمدد جدر الخلايا النامية . وعندما يحدث أن تكبر الخلايا المرستيمية كبراً يكون أزيد فى الاتجاه الموازى لمحور العضو النباتى منه فى الاتجاهات الأخرى ، فإن ذلك يؤدى إلى استطالة هذا العضو واطراد نمائه فى اتجاه محوره ، وهى ظاهرة من أعظم ظواهر النمو القمى وضوحاً .

ويقترن مط الجدر الخلوية وتمددها أثناء كبرها بإضافة مواد جدارية جديدة ، إما أن تتخلل الجدر الأولية (نظام التداخل)[١] ، وإما أن تترسب فوقها (نظام التراكب) [٢] . وفى هذا الطور من أطوار النمو قد لا تزيد كمية البروتوبلازم بالخلايا ، أو قد تزيد زيادة طفيفة فحسب . وإنما يرجع كبر الخلية إذ ذاك إلى اتساع فجوتها وزيادة محتواها المائى .

ثم تتنوع الخلايا ويمتاز بعضها عن بعض تبعاً لاختصاص أنسجتها المكونة لها ووظيفتها ، فيكون منها خلايا بشرية وقشرية وأنابيب غربالية وأوعية وخلايا نخاعية وهلم جرا . وفى الواقع يبدأ التنوع أو التميز الفسيولوجى ببروتوبلازم الخلية قبل الانقسام الخلوى أو إدراك أى مظهر آخر واضح من مظاهر النمو . ثم يستمر مثل هذا التنوع خلال معظم أو كل مراحل النمو ، إلا أنه يقترن إن عاجلا أو آجلا بأنواع تميز أخرى كتميز الخلايا شكلا أو حجما ، أو تميز جدرها من الوجهة التركيبية أو الكيماوية وما إلى ذلك من أوجه التباين المتعددة .

ومما تقدم يتضح تعدد العمليات المتنوعة التى تساهم فى نمو الخلية النباتية إلى أن يكتمل نشوءها ويثبت شكلها .

---

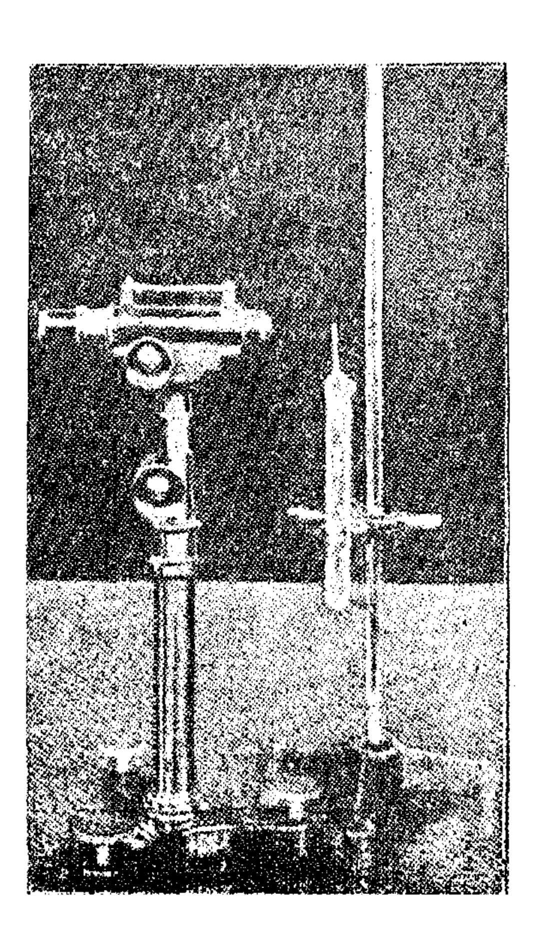
(١) Intercalation or intussusception

(٢) Apposition

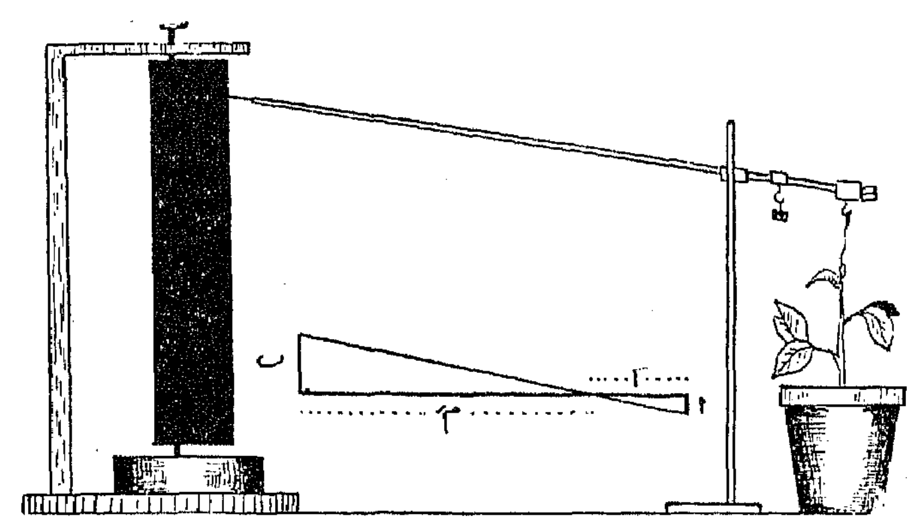
قياس النمو

يقدر معدل نمو النبات عادة بقياس الزيادة فى طول بعض أعضائه كالساق أو الجذر أو غيرهما ، أو الزيادة فى قطر أحد هذه الأعضاء ، أو الزيادة فى مساحة الأوراق، أو الزيادة فى حجم البذور أو الثمار، أو الزيادة فى الوزن الرطب أو الجاف للنبات كله أو لأحد أعضائه .

ويدل كل تقدير من هذه التقديرات على قياس كمى لبعض أطوار النمو فقط ، وإن كانت ظواهر النمو لاتنطوى بوجه عام على مثل هذه التغيرات الكمية فحسب كزيادة الطول أو المساحة أو الوزن ، وإنما تشتمل إلى جانب ذلك على تغيرات شكلية نوعية. فكيف يمكن مثلا التعبير عن النمو النسبى للأطوار الخضرية والتناسلية بأية واحدة من الوحدات التقديرية السالفة ؟ ومع ذلك فلهذه التقديرات الكمية أهميتها البالغة من الناحيتين العلميـــة والعملية . وتوضح الأشكال التالية (٢٥ — ٢٨) بعض الأجهزة المستعملة فى تقديرات النمو الكمية :



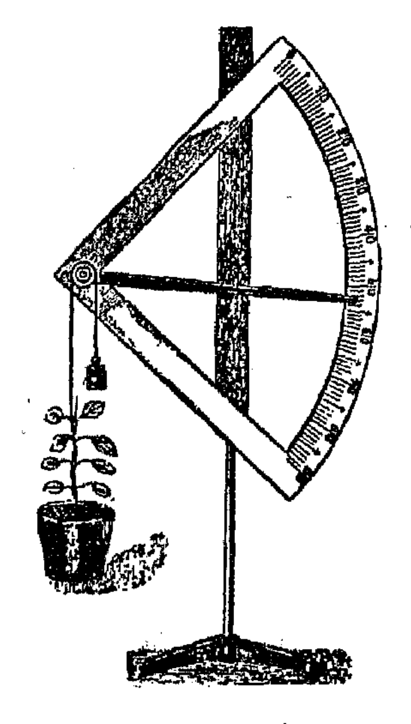
شكل (٢٥) — يوضح طريقة قياس النمو فى الطول بالميكروسكوب الأفقى ، وذلك بجعل طرف العضو النامى ، كالقمة الجذرية ، فى بؤرة المنظار . ثم تقدر المسافة التى تتقدمها هذه القمة بميكرومتر عينى . ويمكن حساب الزيادة الحقيقية فى النمو متى عرفت قوة تكبير الميكروسكوب المستعمل .



شكل (٢٦) — يوضح طريقة التسجيل الذاتى للزيادة الطولية فى النمو بجهاز «الأوكزانومتر» (١)، وذلك بتوصيل القمة النباتية بخيط حريرى بالذراع القصيرة لمنظمة تشبه «الرافعة» ، بينما تلامس الريشة الدقيقة المثبتة فى نهاية الذراع الطويلة سطح أسطوانة ورقية مغطاة بالسناج تحركها ساعة. حول محور رأسى ، فتسجل الريشة زيادات النمو (مكبرة) فى كل ساعة أو نصف أو ربع ساعة.

ويمكن حساب الزيادة الحقيقية من المعادلة $\frac{\text{ا}}{\text{ب}} = \frac{\text{م}}{\text{م}'}$

حيث أ الزيادة الحقيقية فى الطول، وب الزيادة المكبرة ، و م طول الذراع القصيرة ، م' الذراع الطويلة .



شكل (٢٧) — يوضح طريقة قياس النمو الطولى للنباتات بالأوكزانو متر البسيط المسمى « مشير القوس » (٢)، وذلك بربط القمة النباتية بخيط حريرى — تتصل نهايته الطليقة بثقل مناسب — يمرحول بكرة مثبتة فى مشير يتحرك أمام قوس مدرجة . وتسبب استطالة النبات حركة المشير إلى أسفل أمام القوس . وبقراءة زاوية الانحراف عن الوضع الأصلى يمكن حساب الزيادة فى الطول (أ) من المعادلة

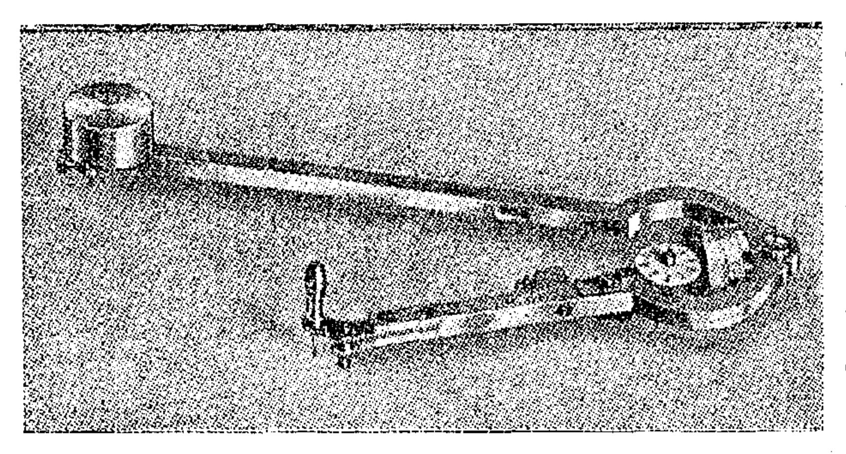
$$\text{ا} = \frac{\text{ه}}{١٨٠} \cdot \text{ط نق}$$

حيث ه زاوية الانحراف فى فترة زمنية محددة ، نق نصف قطر البكرة .

---

(١) Auxanometer

(٢) Arc indicator



شكل (٢٨) : يوضح آلة « البلانيمتر » التى تستعمل عادة فى قياس المساحة الورقية . فتؤخذ رسومات تخطيطية لمحيطات بعض الأوراق النامية تحت ظروف مثالية ، ثم تقارن مساحاتها المقدرة بمساحات رسومات أخرى لنفس هذه الأوراق بعد فترات زمنية محددة (٢٤ أو ٤٨ ساعة مثلا) . وتتركب هذه الآلة من ذراعين ؛ تعمل النهاية المدببة لإحداها كنقطة ارتكاز يمكن أن تدور حولها الآلة . وتحرك النهاية الطليقة للذراع الأخرى باليد حول محيط الرسومات . ويتصل بهذه الذراع دوار مدرج وقرص حاسب تدل قراءتهما على مساحة هذه الرسومات .

ويسير معدل نمو الأعضاء النباتية المختلفة عادة على نمط واحد ، فتكون استطالة العضو النباتى مثلا بطيئة فى البداية ثم تتزايد سريعاً حتى يصل معدل النمو إلى حد أقصى يتناقص بعده هذا المعدل إلى أن تتوقف الاستطالة توقفاً تاماً فى النهاية . ويوضح المنحنى ا شكل (٢٩) الزيادة اليومية فى استطالة السويقة الجنينية السفلى

النمو اليومى وزيادة النمو الكلى (بالملليمترات)

١٨٠ ، ١٦٠ ، ١٤٠ ، ١٢٠ ، ١٠٠ ، ٨٠ ، ٦٠ ، ٤٠ ، ٢٠

ب

ا

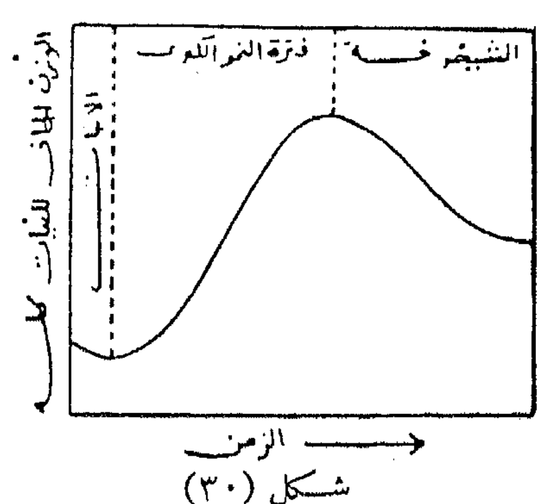
٤ ، ٦ ، ٨ ، ١٠ ، ١٢ ، ١٤ ، ١٦ ، ١٨

الزمن بالأيام

شكل (٢٩)

لبادرة القاوون[١] (من أبحاث ادواردز وپيرل وجولد - ١٩٣٤) . كما يوضح المنحنى ب الزيادة الكلية فى استطالتها . ويحصل عادة على منحنيات مماثلة عند قياس النمو بالتقديرات الكمية الأخرى كزيادة الحجم أو المساحة أو الوزن الرطب أو الجاف .

ويطلق على الفترة الزمنية التى يحدث خلالها هذا التغير الدورى فى نمو العضو النباتى « فترة النمو الكبرى »[٢] . وقد تؤثر عوامل البيئة فى طول الزمن اللازم لتمام فترة النمو الكبرى وفى القيمة القصوى لمعدل النمو ، إلا أن هذه العوامل لا تغير عادة الاتجاه العام لمنحنى النمو أثناء تلك الفترة . فقد لا يتعدى طول النبات النامى فى ظروف غير ملائمة نصف الطول الذى يصل إليه نبات مماثل نام فى ظروف أكثر ملاءمة ، ومع ذلك يكون منحنى استطالة كل من النباتين مماثلا لمنحنى النمو الموضح بشكل (٢٩) بالرغم من اختلاف القيم الفعلية على المنحنيين اختلافا كبيراً .



شكل (٣٠)

ويوضح شكل (٣٠) المنحنى العام لدورة الحياة الكاملة لنبات حولى . فى طور الإنبات يتناقص الوزن الجاف للنبات ، لأن التنفس يكون إذ ذاك عالياً ولا يكون معدل البناء الضوئى قد بلغ قيمة محسوسة . ثم ينحرف المنحنى بعد ذلك متخذاً الاتجاه المميز لفترة النمو الكبرى . فى بداية هذه الفترة تتزايد المساحة الورقية تزايداً سريعاً ، ويتبع ذلك زيادة المقدرة البنائية الضوئية وزيادة الوزن الجاف للنبات كله . وفى النهاية تتناقص المقدرة البنائية للأوراق وتتحول معظم الأغذية المجهزة إلى الثمار والبذور الناشئة خلال هذه الفترة ، فيضعف النمو الخضرى ويصبح معدل إنتاج الأوراق الحديثة أقل مما يتكافأ مع خفض البناء الضوئى فى الأوراق المسنة ، ويدخل النبات طور الشيخوخة ويفقد من وزنه الجاف .

---

(١) Muskmelon, or *Cucumis melo*

(٢) Grand period of growth

هرمونات النمو

تفرز الخلية النباتية مواد عضوية معقدة التركيب مشابهة، من حيث تأثيرها الفسيولوجي، للهرمونات الحيوانية . فهي ضرورية لنمو النبات وقيام أعضائه المختلفة بوظائفها الطبيعية الحيوية على الوجه الأكمل . وتسمى هذه المركبات « الهرمونات النباتية أو المواد المنشطة للنمو » [١] .

وقد تقدمت دراسة هذه الهرمونات وبخاصة طائفة منها أمكن الحصول عليها بحالة نقية وعرف تركيبها الكيماوى تعرف « بالأوكسينات » [٢] .

علاقة الأوكسينات بنمو السيقان

دلت التجارب التى أجريت على الغلاف الورقى [٣] (كوليوبتيل — وهو أول الأعضاء بروزا من التربة عند الإنبات) لبادرة الشوفان [٤] على أنه عند فصل قمة هذا الغلاف ، يتضاءل معدل نمو الجذع [٥] ، وهو جزء الغلاف الباقى بعد الفصل . على أن الغلاف يستعيد نشاط نموه وقد يدرك معدله الأصلى أو يكاد عند إعادة وضع القمة المفصولة — أو قمة مماثلة من غلاف ورقى آخر — فى مكانها وضعاً مباشراً ، أو لصقها فيه بالجيلاتين . أما تقميم الجذع بقطعة من غلاف آخر مفصولة من جزئه الذى يسفل قمته ، فلا يؤدى إلى زيادة معدل النمو ، أو يؤدى إلى زيادته قليلا فقط .

ويحدث مثل ذلك أيضا عند فصل قمم كثير من الأعضاء النباتية الأخرى كالسوق والأعناق والحوامل الزهرية والأغلفة الورقية لأنواع أخرى من النباتات ، فتتوقف الاستطالة أو تتعطل ، ولكنها تستأنف عند إعادة وضع القمم المفصولة فى مكانها .

هذا وقد لوحظ أن تثبيت القمة المفصولة فى وضع غير مركزى يؤدى دائماً

---

(١) Phytohormones, or growth - promoting substances

(٢) Auxins

(٣) The coleoptile or leaf - sheath

(٤) *Avena sativa*

(٥) Stump

إلى انحناء العضو النباتى بعيدا عن جانبه الذى يحمل القمة .

وتدل جميع هذه التجارب على أن القمة النامية تفرز مادة (أو مواد) قابلة للانتشار تنتقل فى الاتجاه القاعدى ، وعليها يتوقف نشاط النمو واستطالة الأعضاء . ويتخذ النمو اتجاها مستقيما عند انتشار هذه المادة أو المواد إلى أسفل بمعدلات متساوية فى جميع جوانب العضو . ويؤخذ من بعض الأدلة أن انتقال هذه المواد إنما يحدث بصفة أساسية فى الاتجاه الطولى ، بينما يكون انتقالها فى الاتجاه الجانبى بطيئا جداً . ومن أجل ذلك تبلغ هذه المواد فى الجانب المقمم من منطقة استطالة الجذع — فى حالة الوضع اللامركزى للقمة — تركيزاً أعلى منه فى الجوانب الأخرى ، مما يؤدى إلى حدوث الانحناء بعيدا عن ذاك الجانب .

وقد تمكن العالم « فنت » [1] (١٩٢٨ ، ١٩٣٥) من استخراج هذه المواد المنشطة من قمم الأغلفة الورقية لبادرات الشوفان ، وذلك بوضعها بعد فصلها مباشرة فوق طبقة مسطحة من الأجار المتماسك (٣ ٪) . وبعد مضى ساعة رفعت هذه القمم ، وقطعت الطبقة الأجارية إلى عدد من الأجزاء المتساوية يكافىء عدد القمم التى كانت فوقها (شكل ٣١) .

شكل (٣١)

وعند وضع هذه القطع الأجارية الصغيرة ، وضعاً مركزياً أو غير مركزى ، فوق أغلفة ورقية مفصولة القمة ، زاد معدل استطالتها كما لو أعيد وضع قممها الغلافية ذاتها . ونمت ذات الوضع المركزى فى الاتجاه العمودى ، بينما انحنت الأخرى بعيداً عن الجانب الموضوع فوقه قطعة الأجار . أما عند تقميم الجذوع الشوفانية بقطع مماثلة من الأجار النقى ، فلم تزد استطالتها زيادة ملحوظة . فدلت هذه النتائج على أن بعض المواد قد انتقلت من القمة النامية إلى قطعة الأجار ، ثم من هذه الأخيرة خلال أنسجة الجذع إلى منطقة استطالته ، فسبب وجودها سرعة تمدد خلايا هذه المنطقة . وعرفت هذه المادة أو مجموعة المواد « بالأوكسينات » .

ويبدو أن الأوكسينات تتوزع توزيعاً منتظما حول الغلاف الشوفانى الذى يحمل

F. W. Went (١)

قطعة أجارية ذات وضع مركزى ، بينما يصل تركيز أوكسينى أعلى إلى خلايا استطالة أحد الجوانب فى حالة الوضع اللامركزى ، لأن نمو الجانب المغطى بقطعة الأجار يكون أسرع ، فينحنى الجذع بعيداً عن هذا الجانب .

والمعتقد أن تركيز الأوكسينات بأعضاء النبات الخضرية هو المحدد لمعدل نموها ، فيتزايد هذا المعدل بزيادة الأوكسينات إلى أن تصل إلى تركيز أقصى لا تتوقف بعد مجاوزته الزيادة فى معدل النمو فحسب ، بل يتعطل نمو هذه الأعضاء الخضرية .

علاقة الاوكسينات بنمو الجذور

يتأثر معدل نمو الجذور بالأوكسينات تأثراً يبدو مختلفاً عن تأثر السوق بهذه المركبات . فيزيد معدل استطالة جذير بادرة الذرة أو الترمس مثلا بعد بتر قمته ، وإن كانت هذه الزيادة غير كبيرة . ولا تؤدى إعادة وضع القمة الجذرية مكانها إلى إسراع النمو ولكن إلى تثبيطه إذا قورن بنمو الجذيرات المبتورة . وقد أوضح « كولودنى » (١) (١٩٢٨) أن تقميم الجذع الجذرى لبادرة الذرة بقمة غلافها الورقى يؤدى لنفس النتيجة ، أى إلى إبطاء نموه . فأوحت هذه النتائج بأن التركيزات الأوكسينية التى تنشط استطالة الأغلفة الورقية وغيرها من الأعضاء الهوائية هى بذاتها تؤدى إلى تثبيط استطالة الجذور .

وتعزز هذا الإيحاء نتائج بعض التجارب التى غمست فيها جذور بادرات الشوفان فى محاليل نقية من الأوكسينات . فكان التعطيل فى نمو جذورها متناسباً مع تركيز الأوكسين المستعمل . أما عند معاملة جذور خالية خلواً تاماً من الأوكسينات بمحاليل أوكسينية ذات تركيز جد منخفض ، فقد كان نموها أسرع من نمو جذور مماثلة غير معاملة .

وينشط عادة نمو الجذور المعاملة بتركيزات أوكسينية عالية معطلة للنمو بعد فترة زمنية من وقت استبعاد الأوكسين. ويطرد النشاط إلى أن تدرك هذه الجذور

N. Cholodny (١)

جذور المقارنة ثم تفوقها آخر الأمر فى النمو . ويتوقف طول هذه الفترة على تركيز الأوكسين، فيتأخر ظهور التنشيط كلما كان التركيز أزيد. وتكون الجذور التى عوملت بتركيزات أوطأ هى الجذور الأولى التى تفوق جذور المقارنة ، بينما تكون الجذور المعاملة بأعلى التركيزات آخرها . وفى الوقت ذاته ، تؤدى التركيزات الأوكسينية العالية إلى مضاعفة عدد الجذور (فى بادرات بعض النباتات على الأقل كالشوفان والقمح) . فقد تنتج بادرات الشوفان المعاملة عشرين جذراً أو أكثر مقابل ٥-٧ تكونها النظائر المساوية لها فى العمر . ومن أجل ذلك تكوّن النباتات المعاملة فيما بعد - رغم تعطلها فى البداية - مجموعاً جذرياً فائقاً ، وينشط نمو مجموعها الخضرى نظراً لما للإمداد المائى من أهمية قصوى فى نمو النباتات الحديثة ، بحيث يمكن ملاحظة أثر ذلك بوضوح عند مقارنة هذه النباتات بنظائرها .

وتقطع الاختبارات المتنوعة بوجود الأوكسينات فى الجذور ، وعلى الأخص فى قممها. أما أن هذه الأوكسينات تبنى بالفعل أو لاتبنى بالجذور فأمر غير معلوم على وجه التحقيق ، وإن دلت بعض الدلائل على أن جميع أو معظم الأوكسين الموجود بالجذور إنما هو نتيجة انتقال هذا المركب إلى أسفل من الأعضاء الهوائية .

علاقة الأوكسينات بنمو البراعم

من الظواهر المألوفة أن البراعم الجانبية تنمو إلى أفرع مورقة عند استئصال برعم النبات القمى . وقد فسرت هذه الظاهرة بأن المؤثر المعطل لنمو البراعم الجانبية لابد أن يكون صادرا من البرعم الطرفى النامى . فإذا أزيل هذا المؤثر بطريقة أو أخرى نمت البراعم الجانبية .

وقد أوضح « ثيمان وسكوج » (١) أن وضع قطع أجارية محتوية على الأوكسين وضعاً مستمراً فوق طرف ساق نبات الفول الحديثة المفصولة القمة قد أحدث تعطيلا بالغاً فى نمو البراعم الجانبية . بينما نمت هذه البراعم ، فى تجربة المقارنة ، إلى أفرع مورقة عند استعمال قطع أجارية خالية من الأوكسين .

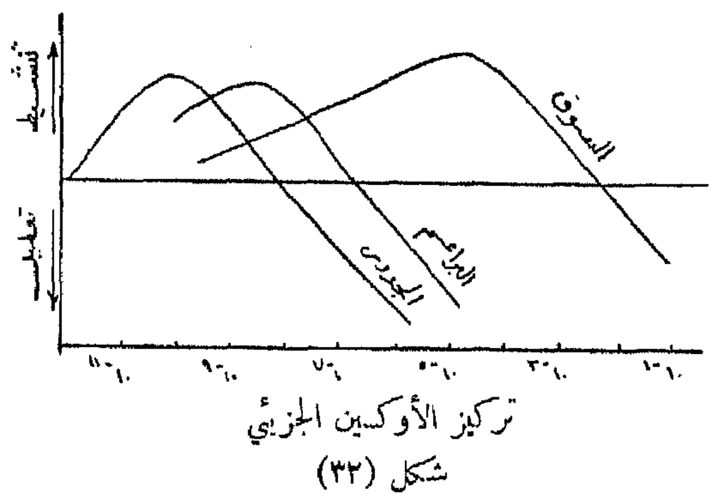
---

(١) Thimann & Skoog

لذلك يبدو أن للهرمونات التى يفرزها البرعم القمى والتى من شأنها تنشيط انقسام الخلايا واستطالتها وظيفة إضافية أخرى هى أنها تسبب ، بطريق مباشر أو غير مباشر ، إيقاف نمو البراعم الجانبية . أى أن هذه الهرمونات هى الضابط لظاهرة « السيادة القمية »(١) .

تفسير التأثيرات المتباينة للأوكسينات فى استطالة الجذور والأعضاء الخضرية

سبقت الإشارة إلى أن تأثر الجذور بالأوكسينات يبدو مغايراً لتأثر السوق والأعضاء الهوائية الأخرى بنفس هذه المجموعة من الهرمونات . على أن « ثيمان » (١٩٣٨) يرى أن الجذور والبراعم والسوق إنما تجاوب كلها على الأوكسينات بطريقة متشابهة ، من حيث أن نموها يضعف بالتركيزات الأوكسينية العالية نسبياً ، بينما هو ينتعش بالتركيزات الواطئة نسبياً . فاستطالة الجذور إنما تنشط فى التركيزات الجد واطئة فحسب ، بينما يتوقف النمو فى جميع التركيزات الأعلى . وتسلك السوق والأغلفة الورقية مسلكا مماثلا ، غير أن مجال التركيزات المثلى لاستطالتها أعلى كثيراً مما فى حالة الجذور . فالتركيزات الأوكسينية التى من شأنها أن تنشط الاستطالة الساقية هى بذاتها تؤدى إلى تثبيط الاستطالة الجذرية . أما البراعم فهى ذات وضع أوسط بين الجذور والسوق من حيث مجاوبتها على التركيزات الأوكسينية المختلفة (انظر شكل ٣٢) .



شكل (٣٢)

والخلاصة أن ما يثيره الأوكسين فى الأنسجة النباتية المختلفة من تنشيط أو تثبيط إنما يتوقف على تركيز الأوكسين من جهة ، وعلى نوع النسيج وطبيعته الفسيولوجية من جهة أخرى .

---

(١) Apical dominance

طريقة فعل الأوكسين

يرى البعض أن فعل الأوكسينات فى خلايا الاستطالة التى تعانى تمدداً امتلائياً إنما يأتى عن طريق جعل جدرها الخلوية أكثر لدونة ، لأن هذا من شأنه إرخاء الضغط الجدارى إرخاء يؤدى — برفعه قوة الامتصاص — إلى زيادة امتلاء الخلايا وتمددها . ولقد اختبر تأثير الأوكسين فى الأعضاء النباتية النامية ، فوجد أن الأغلفة الشوفانية السليمة أقدر على التمدد والانحناء من نظائرها المفصولة القمة ، وأن فى مقدور هذه الأخيرة عند تغطيتها بقطع أجارية تحتوى على أوكسين أن تتمدد وتنحنى إلى مدى أعظم مما لوكانت قطع الأجار خالية من الأوكسين .

وقيل أيضا إن الأوكسينات إنما تؤثر بطريقة ما فى إضافة أو مداخلة جزيئات مادية جديدة أثناء تمدد الجدر الخلوية .

التقدير الكمى للأوكسين

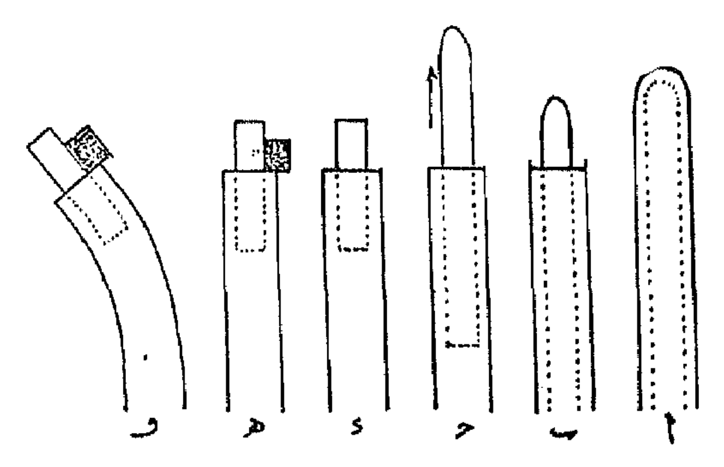
لما كانت الكمية التى تتواجد بها الأوكسينات فى الأنسجة النباتية من الضآلة بحيث يتعذر عادة أو يستحيل أحياناً الكشف عن وجودها فى المواد العضوية بطرق كيماوية ، فقد عمد الباحثون إلى اختبار وجود هذه المركبات بوسائل حيوية دقيقة . وأكثر هذه الاختبارات شيوعاً لتقدير كميات الأوكسين النسبية فى الأنسجة أو المواد الأخرى هو « اختبار الغلاف الورقى لبادرة الشوفان » .

فقد سبقت الإشارة إلى أن وضع قطعة من الأجار المحتوى على أوكسين فوق أحد جوانب جذع غلاف شوفانى يؤدى إلى زيادة معدل استطالة هذا الجانب ، ومن ثم إلى انحناء الغلاف .

وقد وجد أن انحناء الغلاف الشوفانى الناتج عن الوضع اللامركزى لقطع الأجار يتناسب — فى حدود المجال من صفر إلى ٢٠ درجة — مع تركيز الأوكسين بها . وعلى أساس هذا التناسب ، يمكن اتخاذ أغلفة الشوفان كوسائل اختبار حية لتقدير المحتوى الأوكسينى للأنسجة النباتية أو لغيرها .

وتتلخص طريقة التقدير العملية فى اختيار سلالة نقية من بذور الشوفان وإنباتها

فى غرفة مظلمة وفى درجة حرارة ٢٥°م ورطوبة نسبية قدرها ٩٠٪ . وعندما يبلغ طول الأغلفة الورقية ٢ر٥ إلى ٤ سم تبتر قمم أطرافها القصوى . ثم تقطع أربعة ملليمترات من نهاية جذع الغلاف بعد مضى ثلاث ساعات على بتر قمته . ثم تنزع الورقة التى يحيط بها الغلاف حتى لا يكون نموها المستمر دخل فى التقدير . ثم تلصق قطعة من الأجار (الحجم الذى يغلب استعماله هو ٢ × ٢ × ١ مم) المحتوى على مادة الاختبار فوق أحد جوانب قمة الجذع . وبعد فترة زمنية معيارية (٩٠ دقيقة عادة) تقدر درجة الانحراف الناتج عن الخط العمودى (انظر شكل ٢٣) .



شكل (٢٣) — رسم تخطيطى يوضح طريقة التقدير الكمى لمحتوى قطعة الأجار الأوكسينى . أ — غلاف ورقى يحيط بالورقة الجنينية . ب — بتر قمة الغلاف . حـ — نزع الورقة حتى لا تؤدى استطالتها إلى زحزحة قطعة الأجار . ى — بتر قمة الورقة . هـ — لصق قطعة الأجار فوق أحد جوانب الجذع الغلافى . و — الانحراف الناتج من حركة الأوكسينات فى الجانب الذى يحمل قطعة الأجار (نقلا عن فنت — ١٩٣٥)

ووحدة التقدير هى ما يطلق عليها « الوحدة الشوفانية »(١) ، وهى كمية الأوكسين الموجود فى قطعة الأجار المعيارية المسببة لانحراف الغلاف الشوفانى عشر درجات تحت الظروف السالفة .

وقد وجد أن تركيز الأوكسين فى قمم الأغلفة الشوفانية يبلغ حوالى ٣٠ وحدة شوفانية لكل ملليجرام واحد من مادة القمة . أى أن الأوكسين الموجود فى ملليجرام

(١) Avena-unit [A. E., which stands for Avena Einheit]

واحد من القمة الشوفانية يمكن أن يسبب انحرافاً قدره ١٠° فى ٣٠٠ غلاف شوفانى مقطوع القمة .

وقد يذاب الأوكسين فى مادة « اللانولين » (١) . ثم يقارن نمو جذوع أغلفة الشوفان المقمم بعضها بعجينة اللانولين المذاب فيها الأوكسين وبعضها الآخر بعجينة من اللانولين النقى .

وثمة طريقة أحدث وأسهل لاختبار مفعول الأوكسينات وغيرها من المركبات الهرمونية الفعالة ، ويمكن إجراؤها على أى نبات حديث ، كنبات الطماطم مثلا ، نام فى الضوء أو الظلام . وتتلخص هذه الطريقة فى خلط ١٠ - ٢٠ ملليجراما من المركب الهرمونى خلطاً جيداً مع جرام واحد من اللانولين . ثم توضع كمية صغيرة من هذا الخليط بواسطة قضيب زجاجى فوق الجانب العلوى لإحدى أوراق النبات الغضة وعلى جانب واحد من الساق المتاخمة . فيلاحظ ، بعد وقت معين ، انفراج الزاوية التى بين الورقة والساق (تبلغ هذه الزاوية فى الحالة الطبيعية بنبات الطماطم عادة ٤٥°) ، وتتدلى الورقة تدريجياً إلى أسفل ، بينما تنحنى الساق نحو جانبها غير المعامل . ويقدر مفعول المركب المختبر بمقارنته مع مفعول مركب أخر معيارى .

كيمياء الأوكسينات

منذ عام ١٩٣١ تمكن « كيجل ومعاونوه » (٢) من استخراج ثلاثة أنواع من المركبات النقية المتبلورة ، من مصادر حيوانية وأخرى نباتية ، لها كل الخواص الأوكسينية عند اختبار تأثيرها فى نمو الغلاف الورقى لبادرات الشوفان . وقد سميت هذه المركبات « أوكسين ا » (ك$_{١٨}$ يد$_{٣٢}$ ا$_{٥}$) وهو حامض هيدروكسيلى اسمه الكيماوى حامض الأوكسينتريوليك (٣) ، و« أوكسين ب » (ك$_{١٨}$ يد$_{٣٠}$ ا$_{٤}$) وهو

---

(١) Lanolin

(٢) Kögl & his co-workers

(٣) Auxin *a* = auxentriolic acid

حامض كيتونى اسمه الكيماوى حامض الأوكسينولونيك(١) ، و « هتيرو أوكسين » (ك١٠ يد٩ ا٢ ن) وهو حامض بيتا إندول الخليك(٢)، ومعادلاتها الكيماوية كما يلى:

ك يد ا يد . ك يد٢ . (ك يد ا يد)٢ . ك ا ا يد

ك يد٣

ك ——— ك يد ——— ك يد — ك٢ يد٥

ك يد٣

ك يد ——— ك يد ——— ك يد — ك٢ يد٥

ك يد٣

أوكسين ا

ك يد ا يد . ك يد٢ . ك ا ك يد٢ . ك ا ا يد

ك يد٣

ك ——— ك يد ——— ك يد — ك٢ يد٥

ك يد٣

ك يد ——— ك يد ——— ك يد — ك٢ يد٥

ك يد٣

أوكسين ب

ك يد٢ . ك ا ا يد

ك

ك يد

ن يد

الهتيروأوكسين

وتوجد هذه الأوكسينات الثلاثة فى بول الإنسان . وحضر الأول بحالة نقية من البول . وحضر الأول والثانى من مخمر الشعير (المولت)(٣) ومن زيوت نباتية مختلفة . أما الهتيروأوكسين فقد حضر من البول ومن بعض الخمائر والفطريات ، ومن الممكن تحضيره بطريقة بنائية فى المعمل . وهناك بعض مايدل على أن « أوكسين ا » هو الأوكسين الطبيعى الموجود فى قمم بادرات الشوفان وغيره من النباتات

---

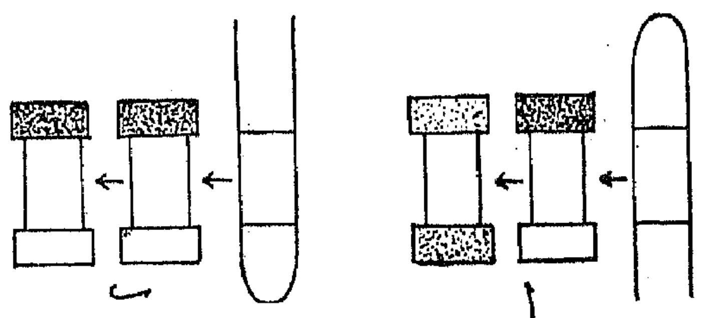
(١) Auxin b = auxenolonic acid

(٢) Heteroauxin = β - indolyl acetic acid

(٣) Malt

انتقال الأوكسينات

لقد أوضح «فان ديرڤاي»[١] أنه إذا لصقت قطعة من الأجار المحتوى على أوكسين فوق الطرف العلوى — حسب الوضع المورفولوجى — لقطعة من الغلاف الورقى لبادرة الشوفان ، ووضعت قطعة من الأجار النقى تحت طرفها السفلى ، فإن الأوكسين ينتقل إلى قطعة الأجار السفلية ويتراكم بها ، وقد يزيد تركيزه فيها كثيراً عن تركيزه فى قطعة الأجار العلوية (شكل ٣٤ ا) .



شكل (٣٤) — رسم تخطيطى يوضح الانتقال القاعدى للأوكسين .

أما إذا كان وضع قطعة الغلاف الورقى معكوساً ، أى لصقت قطعة الأجار المحتوى على الأوكسين فوق طرفها السفلى حسب الوضع المورفولوجى ، فلا ينتقل الأوكسين بدرجة محسوسة (شكل ٣٤ ب) .

وتدل مثل هذه التجربة على أن انتقال الأوكسين فى الغلاف الشوفانى إنما يكون قطبياً[٢] ، أى أنه يحدث فى الاتجـــاه القاعدى . كما تدل أيضاً على أن حركة الأوكسين القاعدية يمكن حدوثها ضد انحدار تركيزى ، إذ تستمر الحركة فى هذا الاتجاه حتى بعد مجاوزة تركيز الأوكسين فى قطعة الأجار المستقبلة تركيزه فى القطعة الأخرى .

وكذلك ينتقل الأوكسين بصفة أساسية فى الاتجاه القاعدى فى كثير من الأنسجة والأعضاء النباتية الأخرى كالأعناق الورقية وسويقات البادرات والعقل الساقية .

على أن « هيتشكوك وتسيمرمان »[٣] قد أثبتا أن كثيراً من المركبات المنشطة للنمو يمتصها النبات من التربة وتنتقل إلى جميع أجزائه ، كما يتضح من مفعول هذه المركبات فى أعضاء النبات الهوائية . وقد زاد معدل امتصاص المواد وحركتها

---

(١) Van der Weij (see Snow, 1932)

(٢) Polar

(٣) Hitchcock & Zimmerman 1935

داخل النبات بزيادة معدل النتح . بينما انتقلت المواد ، عند رشها أو وضعها فى عجينة لانولينية فوق الأطراف الخضرية ، فى الاتجاه القاعدى كما وضح من تدرج ظهور مفعولها فى هذا الاتجاه . وظهر مفعول المركبات فى الاتجاهين العلوى والسفلى عند وضعها فوق منتصف ساق النبات . وخلص هيتشكوك وتسيمرمان من ذلك إلى أن مركبات النمـــو تستطيع الحركة والانتقال فى جميع الاتجاهات خلال أنسجة النبات .

ويؤخذ من نتائج بعض التقديرات أن معدل حركة الأوكسين بالأنسجة أعلى مما يمكن التعليل لهذه الحركة بانتشار الذائبات البسيط . وتدل بعض الدلائل على أن لحيوية النسيج النباتى شأناً واضحاً فى عملية الانتقال الأوكسينى . أما الطريقة التى تؤثر بها هذه الحيوية فغير معلومة .

علاقة الهرمونات بالتكوين الجذرى

من الملاحظ أن وجود البراعم ، وبخاصة النامية منها ، وكذلك الأوراق ، وعلى الأخص الحديثة التكوين ، على العقل النباتية يساعد كثيراً على تكوين الجذور عليها عند زراعتها فى الوسط الملائم . وتوحى هذه الملاحظة بأن هرمونات النمو المتكونة فى البراعم النامية وفى الأوراق الحديثة تنتقل إلى الجزء القاعدى من العقلة وتؤدى إلى تنشيط تكوين الجذور عليها . فقد أوضح « ثيمان » (١٩٣٧) أن جذوراً كثيرة قد تكونت بقواعد عقل العنب المعاملة ، لمدة ٢٤ ساعة ، بمحلول أوكسينى مناسب (٠.٢٠ مجم من حامض إندول الخليك فى اللتر) بعد أسبوعين من زراعتها ، بينما لم يكن قد تكون إذ ذاك شىء على نظائرها .

وثمة طائفة من المركبات الكيماوية تنشط التكوين الجذرى عند وضعها فوق الأعضاء النباتية على هيئة عجينة (فى اللانولين مثلا) ، أو عند غمس الأعضاء فى مساحيقها أو محاليلها المائية أو الكحولية ، أو عند حقنها بهذه المحاليل ومن أهم هذه المركبات حامض ألفا ـ نفثالين الخليك ، وحامض إندول البيوتيريك ، وحامض إندول البروبيونيك ، وحامض فينايل الخليك ، وحامض فينيل البروبيونيك ، وحامض فينايل الأكريليك (سيناميك) . وكذلك بعض الإســـترات مثل

بيتا ـ إندول خـــلات الميثيل ، وبيتا ـ إندول بروبيونات الميثيل ، وبيتا ـ إندول بيوتيرات الميثيل ، وجاما ـ نفثالين خلات الميثيل ، وجاما ـ نفثالين خلات الإيثيل ، وفينيل خلات الميثيل ، وفينيل خلات الإيثيل . وكثير من مشتقات حامضى الفينوكسى والبنزويك التى يعامل النبات بأبخرتها مثل حامض ألفا ـ (٢ ، ٤ دايكلوروفينوكسى) ـ البروبيونيك .

ويتفاوت التركيز المناسب من هذه المركبات من ٠,٠٠١ أو أقل إلى ٤ ٪ لتكوين الجذور فى نوع النبات الواحد ، كما يختلف هذا التركيز من نوع إلى آخر . وقد يجاوب أحد أنواع النبات على مركب معين ولا يجاوب على مركب آخر ، بينما يصدر العكس من نبات غيره . ومن أجل ذلك يحسن إجراء المعاملة بمركبين أو أكثر ضماناً لتحقق الفائدة فى أكبر عدد ممكن من أنواع النبات . ويمكن القول ، بصفة عامة ، إن حامضى بيتا ـ إندول البيوتيريك وألفا ـ نفثالين الخليك يصلحان معاً لمعظم أو جميع أنواع النباتات .

وتستعمل هـذه المركبات الكيماوية بطريقة عملية وعلى نطاق واسع فى زيادة التكوين الجذرى بالنباتات ذات الأهمية الاقتصادية وعلى العقل النباتية ، سيما وأن مثل هذه المركبات لا يقتصر تأثيرها على تنشيط التكوين الجذرى على العقل التى تكون جذوراً عند عدم معاملتها ، بل تسبب تكوين الجذور على العقل اللاورقية التى ليس من طبيعتها أن تكون جذوراً عند زراعتها . وفضلا عن ذلك فإن هذه المركبـــات لا تؤدى إلى زيادة معدل التكوين الجذرى فحسب بل تساعد أيضاً على إنتاج عدد أوفر من الجذور . ففى إحدى التجارب التى أجراها « پيرس » [١] (١٩٣٨) على العقل الساقية لنبات الصفصاف [٢] غمست الأطراف القاعدية لمجموعة والأطراف القمية لمجموعة أخرى من العقل فى ماء الصنبور المحتوى على ٤٠ جزءا فى المليون من حامض إندول البيوتيريك . وعوملت مجموعتان أخريان من العقل بماء الصنبور فقط للمقارنة . ثم غسلت جميع

---

(١) H. L. Pearse

(٢) Willow, or *Salix vitellina*

العقل بالماء بعد ٢٤ ساعة من وقت معاملتها، ووضعت وهى قائمة فى مزرعة رملية. ثم استخرجت العقل بعد أسبوع من زراعتهـــا وغسلت وأحصيت الجذور المتكونة عليها.

الطرف المعامل	تركيز محلول حامض إندول البيوتيريك (أجزاء فى المليون)	متوسط عدد الجذور على كل عقلة		
		النصف القمى	النصف القاعدى	المجموع
القاعدة	صفر	١،٤	٦،٤	٧،٨
	٤٠	١،٦	١٢،٩	١٤،٥
القمة	صفر	٢،٦	٧،٤	١٠،٠
	٤٠	١٣،٨	١٣،٦	٢٧،٤

جدول (٨)

وتدل نتائج هذه التجربة المبينة فى جدول (٨) على أن العقل المعاملة قد أنتجت من الجذور ضعف ما أنتجته عقل المقارنة أو أكثر. بيد أن المعاملة القاعدية قد أدت إلى مضاعفة التكوين الجذرى على الأنصاف القاعدية فقط من العقل، دون أن تؤدى إلى زيادة محسوسة فى عدد الجذور المتكونة على أنصافها القمية. بينما أسفرت المعاملة القمية عن زيادة التكوين الجذرى لا على الجزء القاعدى فحسب بل على طول العقلة كله. وهذا يدعم ماسبقت الإشارة إليه من انتقال بعض المركبات الهرمونية بصفة أساسية فى الاتجاه القاعدى لبعض الأعضاء النباتية.

هذا ويتأثر التكوين الجذرى بعدة عوامل أخرى، من بينها الكربوايدرات وبعض المواد الغذائية. وتتوافر الأدلة تدريجياً على أهمية بعض المركبات المشابهة للهرمونات لتكوين الجذور كالثيامين (ڤيتامين ب) والأسكوربيك (ڤيتامين حـ) وغيرهما.

طـــرق المعـــاملة

يمكن معاملة العقل النباتية بمركبات النمو بطرق ثلاث :

(١) يغمس الجزء القاعدى من العقلة لمدة ٢٤ - ٤٨ ساعة فى محلول المركب المائى (من ٠،٥ إلى ٨٠ مجم من حامض بيتا - إندول البيوتيريك أو ألفا - نفثالين الخليك مثلا فى لتر من الماء). ثم تزرع العقل فى البيئة المناسبة

(٢) تغمس قاعدة العقلة فى محلول المركب الكحولى (من ١ - ١٠ مجم بيتا - إندول البيوتيريك فى محلول ٥٠ ٪ من الكحول). ثم تزرع العقلة - بعد مجرد غمسها ودون حاجة لنقعها - فى الوسط الملائم. ويمكن، بطريقة مماثلة، استعمال أحد أملاح حامض ألفا - نفثالين الخليك القابلة للذوبان فى الماء بدلا من الكحول.

(٣) تغمس قاعدة العقلة فى مسحوق خليط يتكون من ١ - ١٠ مجم من المركب الهرمونى مع جرام واحد من مسحوق الطلق[1]. ثم تزرع العقلة فى وسط نموها الملائم. ويلاحظ أن ما يعلق بقاعدة العقلة المبللة من الخليط يكفى لتنشيط التكوين الجذرى عليها. وهذه أكثر الطرق استعمالا فى الوقت الحاضر.

هرمنة البذور

دلت نتائج كثير من التجارب على أن نقع البذور فى محاليل مركزة من هرمونات النمو قبل زراعتها يؤدى إلى تراكم الهرمونات بأنسجة الجنين الناشىء، فينمو نمواً خضريا فائقاً، وقد يكون إزهاره مبكراً. فى إحدى التجارب نقع «كولودنى» (١٩٣٦) بذور الشوفان لمدة ٢٤ — ٤٨ ساعة فى نوعين من المحاليل:

ا — محلول حامض بيتا - إندول الخليك (١ — ٢ مجم / ١٠ سم٣ ماء).

ب — محلول إندوسبرم الذرة (بدون أجنة) المجزأ تجزئة دقيقة والمبلل بالماء.

ونقعت بذور المقارنة لنفس الفترة الزمنية فى ماء مقطر أو نشارة خشبية مبللة. ثم زرعت البذور فى التربة تحت ظروف ملائمة. فتلكأت نباتات البذور المهرمنة بإندوسبرم الذرة فى أطوار نموها الأولى عن نباتات المقارنة، بيد أنها ما لبثت أن فاقتها وأزهرت اثنى عشر يوماً قبلها. أما نباتات البذور التى نقعت فى المحلول الآخر فقد كانت متميزة تميزاً واضحاً وأقوى كثيراً من نظائرها. وأنتجت، على الرغم من إزهارها مع نباتات المقارنة، كمية من الحبوب تزيد بنسبة ٥٥ ٪ عما أنتجته هذه الأخيرة.

---

(١) Talcum powder

يتضح إذن أن « هرمنة » البذور قبل زراعتها تسبب فى بعض الحالات سرعة نشوء النباتات واختزال فترة نموها الخضرى ، كما تسبب فى حالات أخرى انتعاش النمو المقرون بزيادة المحصول . وقد يصبح لمعاملة البذور بالمحاليل الهرمونية المركزة قيمة اقتصادية عظيمة إذا ما طبق استعمالها على نطاق واسع فى الزراعة .

عقد الثمار وتكوين الثمار اللابذرية

هناك طائفة من مركبات النمو من شأنها أن تسبب عقد الثمار بالأزهار غير الملقحة . كما قد تؤدى ـ فى ظروف معينة ـ إلى زيادة حجم الثمار الناتجة من أزهار ملقحة . وفى الحالة الأخيرة قد لا تتكون البذور ببعض أجزاء الثمرة ، وإن تكن المركبات لا تعطل نمو البويضات التى قد تم إخصابها .

فإذا رشت عناقيد البراعم الزهرية لنبات الطماطم مثلا عند بداية تفتح أزهاره بمحلول حامض ٢ ، ٤ ـ دايكلورو فينوكسى الخليك (٥ ملليجرامات باللتر) أو حامض ٢ ، ٥ ـ دايكلورو بنزويك (١٠٠ ملليجرام باللتر) ، تكونت بهذه العناقيد المعاملة ثمار لا بذرية من غير لقاح .

وقد تعامل الأزهار بأبخرة بعض المركبات كالإسترات الإثيلية أو الميثيلية لحامضى بيتا ـ نفثوكسى الخليك وألفا ـ (٢ ـ كلورو فينوكسى) ـ البروبيونيك .

تساقط الثمار

تتساقط ثمار كثير من النباتات وبخاصة الفواكه ، كالتفاح ، قبل تمام نضجها . وقد أوضح « جاردنر وغيره » [١] (١٩٣٩) أهمية مركبات النمو فى منع هذه الظاهرة عند رش النباتات ، وقت بداية التساقط ، بتركيزات مناسبة من محاليل هذه المركبات . ويبدو أن حامض ألفا ـ نفثالين الخليك (١٠ ـ ٥٠ مجم فى اللتر) هو أعظم هذه المركبات فائدة .

الكاينينات

ليست الأوكسينات سوى طائفة واحدة من الهرمونات التى توجد فى أنسجة

---

(١) Gardner *et al*

النبات . فقد استدل ڤنت من بعض تجاربه (١٩٣٨) على وجود مجموعة أخرى من الهرمونات بالنبات ، اقترح تسميتها « كالينات » [١] . ويعتقد ڤنت أن ثمة ثلاثة – على الأقل – من هذه الهرمونات، (١) الرايزوكالين [٢] وهو يتكون فى أعضاء النبات الهوائية ، وضرورى – بالتعاون مع الأوكسين – لتكوين الجذور ، (٢) الكرلوكالين [٣] وهو يتكون فى الجذور ، وضرورى – بالتعاون مع الأكسين – لاستطالة السوق والبراعم ، (٣) الفيللوكالين [٤] . ويبدو أنه يتكون فى الأوراق وضرورى للنمو الورقى .

ويذهب الظن بڤنت إلى القول بأن الأوكسين إنما يؤثر فى التكوين الجذرى والنمو الساقى أو البرعمى عند تعـــاونه – وعند تعاونه فقط – مع الرايزوكالين والكلولوكالين . وقد استند فيما ذهب إليه لنتائج التجارب الموضحة فى جدول (٩) .

حالة النباتات	تجربة رقم (١)	تجربة رقم (٢)		تجربة رقم (٣)	تجربة رقم (٤)
	النمو فى ٩ أيام بالمليمترات	نمو البراعم الإبطية		متوسط سطح الورقة الثانية بالمليمترات المربعة	متوسط عدد الجذور والأصول الجذرية المتكونة فى ٧ أيام
		مع الأوكسين	بدون الأوكسين		
ذات فلقات وذات جذور	٣٠٦٫٥	٧٫١	٦٥٫٨	٢٤٫٥	٢١٫٣
ذات فلقات وبدون جذور	٨٠٫٨	٣٫٦	١٤٫٠	١٩٫٥	١٧٫٣
بدون فلقات وذات جذور	٩١٫٩	٥٫٤	٢٢٫٧	١٠	٥٫١
بدون فلقات وبدون جذور	١٩٫٠	١٫٠	١٫٠	١٠ المتوسط قبل التجربة = ١٠	—

جدول (٩) – توضح التجربة الأولى نمو سويقات بادرات البسلة البالغ طولها عند بدء التجربة ١٠ – ١٥سم ، والموضوعة بعد إزالة فلقاتها أو جذورها أو هما معا فى محلول ٢ ./. من سكر القصب . وتوضح الثانية نمو البراعم الإبطية فى نباتات البسلة التى بترت قممها بعد إزالة الجذور أو الفلقات مباشرة . وقد عوملت نباتات العمود الأول بعد بتر قممها مباشرة بعجينة أوكسينية مركزة . وتوضح التجربة الثالثة مساحة السطح الورقى بعد عشرة أيام من وقت إزالة الفلقات أو الجذور . وتوضح الأخيرة متوسط عدد الجذور والأصول الجذرية (الممكن مشاهدتها بالمجهر) المتكونة فى غضون أسبوع على السويقات التى قطعت من بادرات البسلة بعد ٤ – ٧ أيام من وقت إزالة جذورها أو فلقاتها ، والتى وضعت فى محلول ٢ ./. من سكر القصب وعوملت أطرافها – بعد بتر قممها – بعجينة أوكسينية مركزة .

(١) Calines (٢) Rhizocaline (٣) Cualocaline (٤) Phyllocaline

وقد خلص ڤنت من نتائج تجربته الأولى إلى أن عاملا ضروريا (الكولوكالين) لاستطالة السويقات يتكون فى الجذور ويختزن ، إلى حد ما ، بالفلقات . وأخذ من نتائج التجربة الثانية أن عامل النمو الوارد من الجذور ضرورى أيضاً لنمو البراعم الإبطية ، وأن المعاملة الأوكسينية تؤخر النمو البرعمى ولكنها - فيما عدا ذلك - لا تغير النتائج . أى أن الأوكسين إنما يثبط البراعم الجانبية عن طريق هذا العامل الآخر (الكولوكالين) الضرورى للنمو البرعمى . أما التجربة الثالثة فدلت نتائجها على أن حجم الأوراق لم يزد فى النباتات عديمة الفلقات . هذا وقد ذكر ڤنت أن أوراق النباتات - حتى عديمة الفلقات منها - قد زاد حجمها زيادة بالغة عند تعريضها لقوة إضاءة كافية . وأستدل من ذلك على أن عامل نمو ورقى (فيللوكالين) يتكون فى وجود الضوء بالأوراق ، ويختزن بالفلقات . وأخذ من نتائج رابعة التجارب أن التكوين الجذرى يتوقف على وجود عامل خاص (الرايزوكالين) يرد من الفلقات ويتعاون مع الأوكسين .

ويعتقد ڤنت أن وجود الأوكسين من شأنه أن يؤدى إلى إعادة توزيع الكالينات بالنبات . فتراكم هذه المركبات حيث يكون تركيز الأوكسين عاليا ، ويتناقص تركيزها فى مناطق التركيزات الأوكسينية الواطئة . وعلى أساس هذا الافتراض يمكن تفسير ظاهرة التعطل البرعمى أو السيادة القمية بأنها نتيجة لاستمرار توارد الكولوكالين نحو البرعم القمى طالما أن هذا الأخير ينتج أوكسينا . فتمضى الساق النباتية ، بفضل تعاون الأوكسين مع الكولوكالين ، فى استطالتها . وتظل البراعم الجانبية عاجزة عن النمو طالما ظلت حركة الكولوكالين نحو البرعم القمى مستمرة . أى أن تثبيط نموها ليس أثراً مباشراً لفعل الأوكسين ، وإنما مرده إلى تحول الكولوكالين عنها .

الإسباع

يتجه الظن عند العالم الروسى « ليزينكو » (١) وكثير غيره من العلماء إلى أن نشوء النبات الحولى يشتمل على سلسلة من المراحل أو الأطوار التى يلى بعضها

(١) Lysenko

بعضاً فى تتابع محكم ، فلا يمر النبات بطور مالم يستكمل طور نموه السابق له استكمالا تاما . والرأى عند ليزينكو أن نشوء النباتات الحولية يتضمن طورين بارزين ، أحدهما حرارى [١] والآخر ضوئى [٢] .

(١) الطور الحرارى

يتأثر التشكل الداخلى [٣] لأعضـــاء النبات تأثراً خفياً بالغاً أثناء طور نموه الأول بتغير درجة الحرارة . أما الشكل الظاهرى العام للنبات فلا يتأثر عادة أثناء هذا الطور الحرارى بما يصيب النظام الداخلى من تغييرات . ويختلف طول الفترة اللازمة لإتمام هذا الطور باختلاف نوع النبات وظروف البيئة السائدة .

وفى النباتات الشتوية (التى تزرع شتاء) ينشط الطور الحرارى ، وما ينطوى عليه من تغير داخلى، كلما انخفضت الحرارة عن درجة قصوى يتوقف عند تجاوزها هذا الطور توقفاً تاما . ويظل النبات إذ ذاك عقيما بسبب عجزه عن الدخول فى طور نموه التالى المؤدى لتزهيره من جراء عدم اكتمال طور نموه الأول . فكثير من أنواع القمح الشتوى يخرج شطؤها بوفرة هائلة عند زراعتها فى فصل الربيع، دون أن تسنبل فى هذا الفصل إلا نادراً . وليس هذا لأن القمح الشتوى يحتاج لوقت أطول قبل ظهور سنبله ، وإنما مرد ذلك إلى أن عدم توافر الدرجات الحرارية الواطئة من شأنه أن يحول دون مرور النبات بطور نموه الحرارى .

وقد أوضح « تومبسون » [٤] أن ٧٤ ٪ من نباتات الكرفس المستنبتة من منتصف فبراير إلى اليوم الأول من أبريل فى كن لتربية النباتات (٦٠ – ٧٠° ف [١٦ – ٢١° م]) قد كونت ، عند تعريضها ثلاثين يوما لدرجة ٤٠ – ٥٠° ف (٤ – ١٠ ° م) ، حوامل بذرية بعد نقلها من كن التربية إلى الحقل. بينما لم يتكون حامل بذرى واحد فى مجموعة أخرى غير ذات معاملة حرارية واطئة من نفس الغراس ومنقولة إلى الحقل فى ذات الوقت .

وذكر « تومسون » [٥] أن نباتات الكرنب المنقولة لكن دافئ فى أكتوبر

---

(١) Thermo-stage   (٢) Photostage

(٣) Morphogenic or structural development

(٤) Thompson, H. C. 1933   (٥) J. R. Thomson 1936

كانت إلى ما بعد عامين لا تزال مستمرة فى نموها نمواً هائلا دون أن تزهر . بينما أزهرت تلك النباتات التى نقلت فى الوقت ذاته إلى كن بارد فى ٢٢ أسبوعاً . أما النباتات التى استبقيت فى الفضاء حتى شهر ديسمبر ، لـكى تفيد الفائدة الـكاملة من برودة الشتاء ، ثم نقلت إلى كن دافئ فقد أزهرت فى ستة أسابيع .

وفى أمريكا ، لوحظ أنه إذا تأخرت زراعة القمح الشتوى وكانت رطوبة التربة كافية لبدء إنبات الحبوب دون استكمال هذا الإنبات قبل حلول برودة الجو ، وبحيث لا تظهر البادرات قبل الربيع ، فإن النباتات تنمو وتسنبل كالمعتاد . أما إذا كانت الرطوبة غير كافية وظلت البذور كامنة حتى فصل الربيع ثم نبتت ، فلا تسنبل النباتات الناتجة ، أى يكون شأنها كالقمح الشتوى المزروع فى الربيع . ويؤخذ من هذه النتائج أن برودة الشتاء إنما تؤثر فى البذور النابتة فقط ، ولا تؤثر فى البذور الـكامنة . أى لن يجدى التأثير فى الطور الحرارى ما لم تقطع فترة الـكمون ويشرع الجنين فعلا فى النمو .

ولقد بات معروفا أن حفظ البذور المنقوعة لبعض المحاصيل الشتوية لفترة مناسبة فى درجة حرارة قريبة من نقطة التجمد يؤدى إلى استكمال هذه البذور المستنبتة لطور نموها الأول خلال فترة التبريد . فتبدأ مثل هذه البذور طور نموها الثانى بعد زراعتها مباشرة ، وبذلك تختزل فترة النمو الخضرى للنباتات المتكونة . فإذا استنبتت بذور القمح الشتوى مثلا استنباتاً جزئياً فحسب ، ثم حفظت فى درجة حرارة تتراوح بين الصفر، ٤° م لمدة ١٥ — ٧٠ يوما . فإنها تستطيع أن تجاوز طور نموها الحرارى أثناء فترة التبريد . وعند زراعة مثل هذه البذور المبردة فى فصل الربيع ، تمر النباتات المتكونة مباشرة بطور نموها الثانى وتسنبل وتدرك بذورها فى نفس الفصل. فبمثل هذه المعاملة تمكن إذن زراعة القمح الشتوى فى الربيع ، ويكون أبدر محصولا وأوفر إنتاجاً (تحت بعض الظروف ، كما فى الروسيا) من القمح الربيعى . ويختلف هذا عن القمح الشتوى فى أن الأخير يحتاج طوره الحرارى إلى فترة طويلة من البرودة الشديدة ، بينما يحتاج القمح الربيعى لفترة تقصر كثيراً عنها .

وقد أطلق على مثل هذه المعاملة « الإرباع » [١] ، ومعناه اللفظى التهيؤ للربيع أو الاستحالة إلى ظروف ربيعية ، وإن يكن هذا التعبير يطلق فى الوقت الحاضر على أية معاملة بذرية من شأنها أن تؤدى إلى اختزال الطور الخضرى وتعجيل وقت التزهير فى النباتات .

أما المحاصيل الصيفية ، كالقطن مثلا ، فيلزم لاكتمال طور نموها الأول (الحرارى) أن تكون درجة الحرارة عالية نسبيا .

وينبغى لنجاح « الإرباع » ، إلى جانب الدرجة الحرارية المناسبة ، أن تحاط البذور المعاملة بتركيز مناسب من الأكسجين ، وأن تحتوى على رطوبة نسبية لا تقل بصفة عامة عن ٥٠ ٪ من وزنها الجاف حتى يتسنى لأجنة هذه البذور أن تخرج من طور كمونها وينشط نموها . ويتحقق ذلك عملياً بأن يضاف للبذور ٣٠ ٪ من وزنها الجاف ماء ، فيشرع الجنين فى النمو دون أن يسمح له بالبروز من الغلاف البذرى ، وتصبح البذور إذ ذاك صالحة للمعاملة . وواضح أن مثل هذه البذور لم تعد ، من وجهة النظر الفسيولوجية ، بذوراً حقيقية ولكنها فى الواقع مكافئة لنباتات نامية ، وإن تكن لا تختلف إطلاقا من حيث الشكل الخارجى عن البذور الكامنة . أما إذا كانت كمية الماء المضافة زائدة كما فى ظروف الإنبات العادية ، فيكون نمو البذور سريعاً وتبرز الجذيرات للخارج ، مما يؤدى إلى استحالة بذرها فى التربة كالمعتاد .

ويلاحظ أن إطالة المعاملة عن الفترة المثلى لا تبطل الإرباع ، وإنما يبطله جفاف البذور المرباعة أو تعريضها لدرجات حرارية دافئة .

(٢) الطور الضوئى

لا يمر النبات بطوره الضوئى الضرورى إلا بعد اكتمال طوره الحرارى . ولا يحدث الطور الضوئى إلا إذا عرض النبات لفترات ضوئية ذات أطوال مناسبة . فطول الفترة الضوئية ، وليست قوة الضوء ولا كميته التى يتلقاها النبات ، هو الذى يحدد وقت إزهاره .

---

(١) Vernalization, or springification = bringing into spring conditions

فبعض أنواع النباتات مهيؤ للإزهار بأسرع ما يكون فى مجال أطوال نهارية طويلة نسبياً (كأيام الصيف). ويزهر كثير من هذه الأنواع ويثمر حتى فى الإضاءة المستمرة، بينما يظل عقيما عند النمو فى أيام قصار. ويطلق على مثل هذه الأنواع «نباتات النهار الطويل» (١). ومن أمثلتها الحبوب والبنجر واللفت والفجل والخس والبرسيم، وجميع نباتات المناطق المعتدلة التى تزهر فى أواخر الربيع أو أوائل الصيف.

ويكون تزهير بعض أنواع أخرى من النباتات أسرع فى مجال أطوال نهارية قصيرة نسبياً (كأيام أوائل الربيع). وتظل مثل هذه النباتات على الحالة الخضرية دون أن تزهر عند نموها تحت تأثير فترات ضوئية أطول. ويطلق عليها «نباتات النهار القصير» (٢). ومن أمثلتها الكوزميا وبعض أنواع الدخان والسالفيا والداليا والبنفسج والأراولا (الكريزانثيمم) والناستورتيم والفول (صويا)، وجميع نباتات المناطق المعتدلة التى تزهر فى أوائل الربيع أو أواخر الصيف.

على أن ثمة أنواعاً من النباتات غير ذات فترة ضوئية حرجة، ينمو معظمها خضريا وتناسليا فى مجال واسع من الأطوال النهارية، ويطلق عليها «النباتات دائمة الإزهار أو عديمة التأثر بطول النهار» (٣). ومن أمثلتها عباد الشمس والطماطم والحنطة السوداء والقطن وناب الأسد (داندیلاین).

وقد أطلق على علاقة نشوء النبات بطول فترة الضوء النهارية «التأقت الضوئى» (٤). ويرجع إيضاح هذه العلاقة إلى «جارنر والارد» (٥) (١٩٢٠) اللذين تتبعا نمو أحد أنواع الدخان (٦) فى كن أثناء شهور الشتاء. ومن طبيعة نباتات هذا النوع أنها لا تزهر عادة فى الصيف عند نمائها فى الفضاء. وقد أزهرت هذه النباتات — على الرغم من صغر حجمها بالنسبة لنباتات الفضاء — وأنتجت محصولا وفيراً من البذور عند زراعتها فى الكن أثناء الشتاء. وقد عزى جارنر والارد تفاوت

---

(١) Long - day plants (٢) Short - day plants

(٣) Everblooming or day length - indifferent plants

(٤) Photoperiodism (٥) Garner & Allard

(٦) Maryland Mammoth variety of toba c

نمو نباتات الدخان خلال الفصلين إلى اختلاف طول النهار . واستنتجا أن الأيام القصيرة نسبياً تشجع الإزهار فى هذا النوع من النبات . وقد حققت تجارب كثيرة ودقيقة فيما بعد هذا الاستنتاج .

ويبدو أن للنبات طولا نهارياً مثالياً يحدث فيه التزهير بأسرع ما يمكن ، وإن يكن فى استطاعة النبات الإزهار فى مجال قريب من الطول المثالى . ولبعض النباتات مجال جد منحصر ، وهى نباتات النهار الطويل والنهار القصير النموذجية . فيزهر نبات « الجازع »(١) عند تعريضه لطول نهارى قدره ١٤ ساعة ، ويتأخر إزهاره طويلا فى طول نهارى قدره ½ ١٣ ساعة ، ويكون نموه خضريا صرفا إذا ما قصر الطول النهارى عن ذلك . ويظل نبات « الكوزميا » خضرى النماء بصفة مستديمة فى الأيام الطوال . وللبعض الآخر مجال واسع ، فيزهر القمح مثلا آخر الأمر — تحت بعض الظروف — فى الأيام القصار .

وفى إحدى التجارب عرضت نباتات السالفيا (قصيرة النهار) والخس والفجل والشعير (طوال النهار) والحنطة السوداء والطماطم (عديما التأثر بطول النهار) لفترات ضوئية مختلفة (٥ ، ٧ ، ١٢ ، ١٧ ، ١٩ ، ٢٤ ساعة) . فأزهرت السالفيا فى الفترات ٥ ، ٧ ، ١٢ ، ١٧ ولم تزهر فى الفترتين ١٩ ، ٢٤ ساعة . أما الخس والفجل فقد أزهرا فى الفترات ١٧ ، ١٩ ، ٢٤ ساعة ، ولم يزهرا فى الفترات الضوئية الأقصر . كذلك كان إزهار الشعير أسرع كثيراً فى الفترات الضوئية الأطول . وأما الحنطة السوداء فقد أزهرت فى جميع الأطوال الضوئية . وكذلك فعلت الطماطم إلا فى الفترتين ٥ ، ٢٤ ساعة . وقد أفضت الإضاءة الصناعية المستمرة إلى قتل أوراق هذا النبات .

ويلاحظ أنه ليس من الضرورى أن تستمر ظروف الفترة الضوئية الملائمة طوال دورة نمو النبات ، بل هى ضرورية لوقت معين فقط بعد اكتمال طور النمو الأول . فلن يعوق النبات عن الإزهار نقله ، قبل إزهاره ، من الطول النهارى المخصص إلى طول نهارى غير ملائم . فقد أزهر نبات الكوزميا (وهو من قصار النهار) المستنبت اثنى عشر يوما في أنهر قصار بعد ثمانية أيام من نقله إلى

(١) *Impatiens*, or garden balsam

أشهر طوال . فدل ذلك على أن تأثير الطول النهارى إنما يحدث قبل ظهور البراعم الزهرية ببعض الوقت ، وأن هذا التأثير لا ينتفى بتغير الطول النهارى فيما بعد .

وتشير الدلائل الحاضرة إلى أن التأثيرات التى تصيب نشوء النبات من جراء تعرضه أو افتقاده للفترة الضوئيه الملائمة إنما تعتمد اعتماداً جزئياً على الأقل - وربما اعتمادا كليا - على تنظيم هورمونى . وقد أوضح البعض (١) أن عمليات التحول الداخلية التى تسببها التغيرات فى الأطوال النهاريه والمؤدية للإزهار إنما تحدث فى الأنسجة الورقية ، وإن تكن تتميز تميزاً كلياً عن البناء الكربوايدراتى . ويبدو أن تأثير هذه العمليات إنما ينتقل من الأوراق إلى مناطق النمو بوسيلة مادية ذات طبيعة هرمونية . واقترح هذا البعض اسم « فلوريجن » (٢) للهرمون الزهرى المفترض .

وتعزز بعض التجارب العملية هذا الافتراض . فقد تكونت الأزهار فوق أطراف نبات الفول (صويا) العلوية فقط عند تعريض هذه الأطراف لإضاءة يومية قدرها تسع ساعات، وتعريض أجزاء النبات السفلية لأربع عشرة ساعة. وتكونت الأزهار على الأجزاء السفلية فحسب عند استقبال هذه الأجزاء لإضاءة يومية قدرها تسع ساعات ، والأطراف العلوية لأربع عشرة ساعة . على أنه عند تجريد طرف النبات من الأوراق وتعريضه لطول نهارى قدره أربع عشرة ساعة ، تتكون الأزهار عليه إذا ما عرض جزء النبات السفلى لتسع ساعات واستبقى هذا الجزء مجردا من الأزهار . والذى يبدو أنه تحت تأثير فترة ضوئية قصيرة تبنى بالأوراق مواد نوعية ضرورية للإزهار . وتنتقل هذه المواد الشبيهة بالهرمونات ، تحت ظروف هذه التجربة ، إلى الأطراف العلوية من النبات. وبالمثل تتكون الأزهار على جزء النبات السفلى عند تجريده من الأوراق وتعريضه لإضاءة يومية قدرها أربع عشرة ساعة إذا ما استقبل الطرف العلوى تسع ساعات واستبقى مجردا من الأزهار .

وتنشأ أعضاء الادخار الأرضية فى معظم النباتات تحت ظروف النهار القصير.

---

(١) The Russian investigator Cajlachjan(see Garner, 1937)

(٢) Florigen, or flower hormone

أما البطاطس فشاذ لأن تكوينه للدرنات إنما يجرد فى الأيام الطوال ، وحتى تحت ظروف الإضاءة المستمرة . وفى إحدى التجارب استنبتت الطرطوفة تحت ظروف أنهر طوال وأنهر قصار خلال شهور الصيف فكونت طوال النهار جذوراً أرضية ، ولكنها لم تكون درنات . بينما كونت الأخرى درنات فقط ، لا سوقا أرضية . على أنه عند تعريض الأطراف الساقية فقط لظروف النهار القصير ، وذلك بتغطيتها - بعد فترة نهارية محددة - بقلانس قماشية سوداء ، فى حين يستقبل باقى النبات الطول النهارى الصيفى المعتاد ، تصرفت النباتات كما لو كانت معرضة بأكملها لظروف النهار القصير ، أى أنتجت درنات . وواضح أن مجاوبات الأطراف الساقية المتباينة على الفترات الضوئية المختلفة تنتقل بطريقة ما إلى أعضاء النبات الأرضية ، حيث تؤثر فى نشوئها تأثيراً تنظيمياً . ولعل أيسر وأصوب افتراض لتفسير مثل هذا التأثير هو حدوثه على أساس تنظيم هرمونى .

ويمكن الإفادة على وجه فعال من التطبيقات العملية لهذه الظاهرة . فبإنقاص فترة التعريض اليومية للضوء يمكن تبكير إزهار نباتات النهار القصير ، كالأراولا مثلا ، فى الأنهر الطوال . أما نباتات الزهور ذات النهار الطويل فيمكن اختزال الوقت اللازم لبلوغها طور الإزهار خلال شهور الشتاء اختزالا كبيراً بزيادة الطول النهارى بإضاءة صناعية إضافية .

وثمة ما يدل أيضاً على أن بعض النباتات ، مثـــل « الديجيتـالس » (١) و « الكراسيولا » (٢)، تظل لسنوات عدة خضرية النماء عند زراعتها فى كن التربية ، ولا تزهر إلا بعد تعريضها بعض الوقت لدرجات حرارية واطئة (٤° - ١٠° م). على أن برودة الليل تكفى فى كثير من الأحيان لإحداث هذا التأثير . وقد أطلقت عبارة « التـــأقت الحرارى » (٣) على علاقة إزهار النبات بالتعريض للدرجات الحرارية الواطئة .

---

(١) *Digitalis purpurea*

(٢) *Crassula rubicunda*

(٣) Thermoperiodism

الاحساس والحركة فى النبات

يعتبر الإحساس والحركة من أهم ظواهر الحياة فى الكائنات الحية . وتشاهد الحركة بوضوح تام فى النباتات الدنيئة ، وعلى الأخص فى الطحالب كالكلاميدوموناس[١] والفولفوكس[٢] وغيرهما أما فى النباتات الراقية فتكون الحركة عادة غير ملحوظة نظراً للبطء الذى تتم به . على أنه قد بات ممكنا ، بفضل الطرق الفنية الحديثة لتصوير المرئيات المتحركة ، عرض حركات أعضاء النبات بصورة تجعل مشاهدتها أمراً ممكناً . فإذا التقطت صور متعددة فى فترات متتابعة منتظمة لمدة بضعة أسابيع للنبات أثناء نموه ، ثم مرر شريط هذه الصور خلال جهاز الإظهار ، شوهدت جميع الحركات - التى كانت قد حدثت خلال بضعة أسابيع النمو - تتم بصورة واضحة مدهشة فى دقائق معدودة . فقد شوهدت ، بهذه الوسيلة ، أوراق نبات الدخان مثلا تصعد وتهبط كجناحى الطير أثناء طيرانه ، كما شوهدت قمة الساق تتحرك حركة لولبية تكاد تكون منتظمة .

ومن الثابت أيضاً أن نشوء النبات وسلوكه أثناء نموه يتأثران تأثراً تكييفياً بالغاً بما يطرأ على العوامل البيئية الخارجية من تغييرات يجاوب النبات عليها بقدر وكيفية يتوقف مداهما على ما يسمى « بالإحساس النوعى »[٣] لبروتوبلازم خلاياه .

ويطلق على التغير الذى يحدث فى الظروف البيئية المحيطة « المؤثر أو المنبه »[٤] ، وعلى ما يطرأ على سلوك النبات رداً على هذا المؤثر « مجاوبة »[٥] ، وعلى المجاوبة إن كانت مقرونة بحركة رداً على مؤثر خارجى يعمل من جانب واحد أو تزيد قوة تأثيره فى أحد الجوانب عنها فى الجوانب الأخرى « انتحاء »[٦] .

---

(١) *Chlamydomonas* — (٢) *Volvox*

(٣) Specific irritability — (٤) Stimulus

(٥) Response — (٦) Tropism

الانتحاءات

تثير كثير من المؤثرات الخارجية بأعضاء النبات مجاوبات حركية ، يكون عادة لاتجاه الانحرافات الناتجة منها علاقة بالاتجاه الذى تعمل منه هذه المؤثرات بقوتها العظمى . ويطلق على الحركات التى تثيرها مؤثرات الجاذبية الأرضية ، واختلاف القوة الضوئية ، والمحتوى المائى للتربة ،والمركبات الكيماوية ، والتلامس، « الانتحاء الأرضى » [١] و « الانتحاء الضوئى » [٢] و « الانتحاء المائى » [٣] و « الانتحاء الكيماوى » [٤] و « الانتحاء اللمسى » [٥] على الترتيب . ويوصف الانتحاء بأنه « موجب » متى انحرف العضو النباتى تجاه الجانب الذى يعمل منه المؤثر . وبأنه « سالب » متى انحرف فى الاتجاه المضاد .

الانتحاء الارضى

تتجه السوق الرئيسية للنباتات عمودية إلى أعلى ، بينما تتجه جذورها الرئيسية عمودية إلى أسفل . وتحتفظ النباتات بهذا الوضع فى الضوء والظلام على السواء .

وإذا وضعت بادرة نباتية ، كبادرة الخردل [٦] مثلا ، فى وضع أفقى فإن سويقتها لا تلبث أن تنحنى شيئاً فشيئاً إلى أعلى ، بينما ينحنى جذيرها تدريجياً إلى أسفل (شكل ٣٥) ، مما يوحى إيحاء قوياً بأن لمؤثر الجاذبية الأرضية تأثيراً فى تحديد هذا الوضع .

شكل (٣٥) — رسم تخطيطى يوضح انحراف السويقة الجنينية السفلى وجذير بادرة الخردل ، عند وضعها أفقياً ، بفعل مؤثر الجاذبية الأرضية .

ويؤيد هذا الإيحاء أن إدارة البادرة النباتية ذات الوضع الأفقى حول محورها (كما لو ثبتت فى قرص « الكلينوستات »)

---

(١) Geotropism (٢) Phototropism
(٣) Hydrotropism (٤) Chemotropism
(٥) Haptotropism, or thigmotropism
(٦) White mustard, or *Brassica alba*

تؤدى إلى عدم حدوث أى انحراف أرضى ، بل يظل نمو السويقة والجذر مستمراً فى الاتجاه الأفقى . ومرد ذلك إلى أن كل جانب من جوانب البادرة يتخذ وضعاً علوياً ثم سفلياً وهكذا على التعاقب ، فلا تتسنى لأى جانب فرصة استقبال مؤثر الجاذبية الأرضية بالقدر الكافى لحدوث الانتحاء الأرضى .

وبالمثل ، لا تنحنى جذور البادرات وسويقاتها عند تثبيت البذور النابتة حول محيط عجلة تدور بسرعة كبيرة فى مستوى أفقى . فيتأثر النمو بالقوة المركزية الطاردة التى تولدها سرعة الدوران بدرجة تكبر كثيراً درجة تأثره بمؤثر الجاذبية الأرضية ، كما يتبين من نمو الجذور فى اتجاه تلك القوة (أى نحو الخارج) ومن نمو السويقات فى الاتجاه المضاد (أى إلى الداخل نحو مركز العجلة) . على أنه سرعان ما تحدث الانحرافات الأرضية لكل من السويقات والجذور عند وقف العجلة عن الدوران . أما عند إدارة العجلة دوراناً بطيئاً فإن الأعضـــاء النباتية تتخذ وضعاً وسطاً ، وتتوقف زاوية انحرافها النهائى عن المستوى الأفقى على سرعة الدوران .

وتدل مثل هذه التجارب على أن للجاذبية الأرضية سيطرة فعلية على توجيه الأعضاء النباتية لاتخاذ أوضاع معينة أثناء نموها .

ولما كانت الانتحاءات الأرضية إنما ترجع فى الواقع إلى اختلاف معدلى النمو فى جانب العضو النباتى المواجه لمؤثر الجاذبية الأرضية وجانبه المضاد ، وكانت استطالة الأعضاء النباتية تتأثر ، كما سبق القول ، بكمية هرمونات النمو بها ، فقد خطر لكثير من الباحثين أن دراسة تأثير الجاذبية الأرضية فى توزيع الهرمونات بأعضاء النبات قد تكون ذات موضوع فى تفسير مثل هذه الانحرافات .

ويؤخذ من نتائج بحوث عدة أن تعريض الأعضاء النباتية لفعل مؤثر الجاذبية الأرضية يسفر عن زيادة كمية الأوكسين فى جانب العضو المواجه للأرض ونقص كميته فى الجانب المضاد . فإذا وضع الغلاف الشوفانى مثلا فى وضع أفقى ، ثم بترت قمته وقدرت كمية الأوكسين المنتشر من نصفى القمة فى قطعتين منفصلتين من الآجار ، تستقبل إحداهما أوكسين نصف القمة السفلى الذى كان مواجهاً الأرض وتستقبل الأخرى أوكسين نصفها الآخر العلوى ، كان ما ينتشر من نصف القمة السفلى أزيد كثيراً مما ينتشر من نصفها العلوى . ويحصل على نتائج مماثلة عند تقدير المحتوى

الأوكسينى لأنصاف قمم الجذور الأفقية الوضع . أى يكون تركيز الأوكسين بأنصافها السفلية أعلى من تركيزه بأنصافها العلوية .

ومما تجدر ملاحظته أن كمية الأوكسين الكلية الموجود بقمم الأغلفة أو الجذور لا تتغير بتغير أوضاع هذه الأعضاء من الاتجاه الرأسى إلى الاتجاه الأفقى . وأن الأعضاء المبتورة القمة تعجز عادة عن المجاوبة على مؤثر الجاذبية الأرضية عند وضعها وضعاً أفقياً . على أن تقميم مثل هذه الأعضاء الأفقية بقمم مفصولة من أعضاء أخرى عمودية الوضع يؤدى إلى حدوث انحرافات أرضية .

وينتج عن زيادة تركيز الأوكسين بالجوانب السفلية لأعضاء النبات الهوائية الأفقية تنشيط استطالة هذه الجوانب بالنسبة لاستطالة جوانبها العلوية ، فتنحرف الأعضاء النامية إلى أعلى (انتحاء أرضى سالب) . أما فى الجذور الأفقية فتؤدى زيادة تركيز الأوكسين بجوانبها السفلية إلى تأخر استطالة هذه الجوانب ، فتنحرف الجذور إلى أسفل (انتحاء أرضى موجب) .

الانتحاء الضوئى

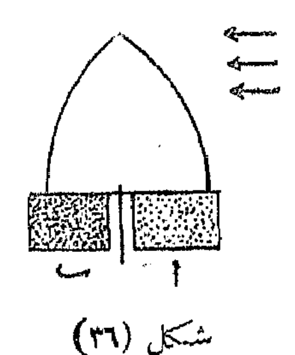
تنحنى السوق النباتية النامية ، عند تعريضها للضوء من جانب واحد أو عند تعريض جوانبها لقوى ضوئية مختلفة ، تجاه مصدر الضوء أو الجانب الأشد إضاءة ، أى أنها ذات انتحاء ضوئى موجب . أما الجذور فعديمة الإحساس الضوئى ، إذا استثنى القليل منها كجذور الخردل مثلا والجذور العرضية التى على السوق الهوائية لكثير من النباتات المتسلقة فإنها تنحرف بعيداً عن مصدر الضوء ، أى أنها ذات انتحاء ضوئى سالب .

ويلاحظ أن الساق النباتية المعرضة لمؤثر الضوء من جانب واحد تتهيأ بمجرد انحرافها عن الوضع الرأسى لاستقبال مؤثر الجاذبية الأرضية ، ويكون وضع الساق النهائى محصلة لفعل المؤثرين .

وترجع حركة السوق النباتية تجاه الإضاءة الجانبية إلى اختلاف معدل نمو جوانبها المضاءة عن معدل نمو جوانبها المظللة . وآية ارتباط الانحرافات الضوئية

بالنمو وقف حركة النهايات المزهرة لنباتات عباد الشمس عن التوجه قبل المشرق في الصباح ومتابعة اتجاه الشمس أثناء النهار بمجرد توقف سوق هذه النباتات عن النمو . ومن الثابت أيضاً أن الانتحاء الضوئي للسويقات أو الأغلفة الورقية للبادرات لا يحدث إلا إذا كانت أطرافها القمية قد عرضت ذاتها للإضاءة الجانبية . أما إذا بترت الأطراف أو ظللت بأغطية من ورق القصدير مثلا، ثم عرضت الأعضاء للضوء من جانب واحد فلا يحدث انحراف، أو قد يحدث انحراف طفيف فقط . بيد أن وضع قمم قد عرضت لإضاءة جانبية فوق جذوع غير مضاءة يؤدي إلى انحرافها انحرافاً ضوئياً واضحاً .

ويؤخذ من دراسة تأثير الضوء في توزيع الأوكسينات بالأعضاء النباتية النامية أن الانتحاء الضوئي يرجع ، فيما يظهر ، إلى وجود كميات غير متساوية من الأوكسين في جوانبها المضاءة والمظللة . في إحدى التجارب فصل « ڤنت » (١٩٢٨) قمة غلاف بادرة الشوفان بعد أن كانت قد عرضت من جانب واحد لإضاءة مناسبة (١٠٠٠ وحدة ضوئية)[١]، ووضعها فوق قطعتين صغيرتين من الأجار بينهما لوح معدني رقيق (شفرة حلاقة) في اتجاه المستوى الذي يفصل جانب القمة الذي كان مواجها للضوء عن جانبها الذي كان مظللا . وبهذه الطريقة انتشر الأوكسين من كل من الجانبين في قطعة أجارية مستقلة (شكل ٣٦) . ثم اختبر المحتوى الأوكسيني لقطعتي الأجار بطريقة « اختبار الغلاف الشوفاني » السالفة .



شكل (٣٦)

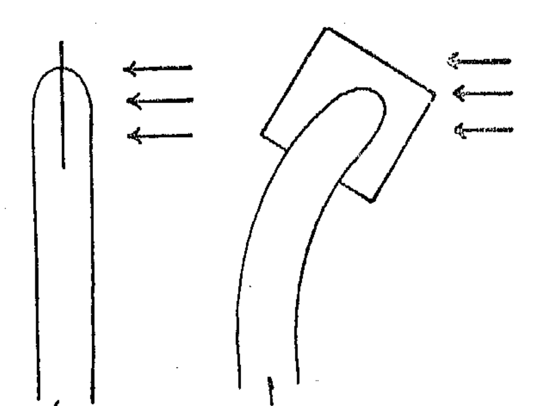
فدلت الانحرافات الناتجة على تلف ١٦٪ من كمية الأوكسين الموجود في القمة كلها بسبب إضاءتها الجانبية بالألف وحدة ضوئية . كما دلت على زيادة الأوكسين الذي انتشر من نصف القمة المظلل (٥٧٪) عن ذلك الذي انتشر من نصفها المضاء (٢٧٪) ، أو من نصف قمة غير مضاءة . وظهر من تجربة المقارنة أن الأوكسين كان موزعاً توزيعاً منتظما في القمة الشوفانية التي حفظت في الظلام . فخلص ڤنت

---

(١) 1,000 m. c. s.

من نتائج هذه التجربة إلى أن الإضاءة من جانب واحد تؤدى إلى هجرة بعض الأوكسين من جانب القمة الشوفانية المضاء إلى جانبها المظلل . وأرجع ڤنت تأخير نمو الجانب المضاء من الغلاف الشوفانى المعرضة قمته لإضاءة جانبية إلى قلة الأوكسين الوارد من القمة لخلايا استطالة هذا الجانب .

وقد خلص « بويسن ينسن » (١٩٢٨) لنتيجة مماثلة من تجربة أخرى شطر فيها القمة الشوفانية شطراً طوليا ، ووضع شريحة زجاجية رقيقة بين شطريها . ثم عرض الغلاف الشوفانى لإضاءة مناسبة من جانب واحد . فحدث انحراف ضوئى عادى عندما كانت الشريحة الزجاجية موازية لاتجاه الحزمة الضوئية (شكل ٣٧ - ا) . أما عندما كانت الشريحة متعامدة مع اتجاه الضوء (شكل ٣٧ - ب) فلم يحدث سوى انحراف طفيف جداً . ويبدو أن الشريحة الزجاجية قد منعت فى هذه الحالة هجرة الأوكسين من جانب



شكل (٣٧)

الغلاف المضاء إلى جانبه المظلل ، فظلت كمية الأوكسين متساوية تقريباً فى الجانبين، بينما كانت حركة الأوكسين طليقة فى الحالة الأولى .

وفى عام ١٩٣٢ عزز « فان أوڤربيك »[١] نتائج « ڤنت » فيما يتعلق بهجرة الأوكسين إلى جانب القمة الشوفانية المظلل عند إضاءة البادرة من جانب واحد . وأوضح إلى جانب ذلك أن هذه الهجرة الأوكسينية لا تحدث فى المناطق القمية فحسب، بل تحدث أيضاً فى غيرها من الأنسجة التى يمر الأوكسين خلالها . ففى بعض التجارب وضع فان أوڤربيك قطعاً من الأجار المحتوى على الأوكسين فوق أجزاء من السويقة الجنينية السفلى لبادرة الفجل[٢] ، وجعل النهايات القاعدية لهذه الأجزاء ترتكز فوق قطعتين من الأجار النقى (ا ، ب) بينهما شفرة رقيقة

---

(١) Van Overbeek, J.

(٢) *Raphanus* seedling

(شكل ٣٨) . ثم قدر المحتوى الأوكسينى لقطعتى الأجار فى نهاية التجربة . فوجد أن كميتين متساويتين من الأوكسين قد تجمعتا فى القطعتين عند إجراء التجربة فى الظلام . أما عند إجرائها تحت تأثير إضاءة جانبية ، فقد كانت كمية الأوكسين بالقطعة ا ضعف كميته التى بالقطعة ب على وجه التقريب .

شكل (٣٨)

وقد وجد فان أوفربيك أن إضاءة بادرة الفجل إضاءة منتظمة لا تؤدى إلى نقص محتوى فلقاتها وقمة سويقتها السكلى من الأوكسين ، بالرغم من أن هذه الإضاءة المنتظمة تؤدى إلى خفض نمو سويقة البادرة. وخلص من نتائج تجاربه إلى أن هذا الخفض إنما يرجع لكون الخلايا أكثر حساسية للأوكسين فى الظلام من حساسيتها له فى الضوء . ورجح كذلك أن يكون جانب السويقة المظلل ، عند إضاءتها من جانب واحد ، أكثر حساسية للأوكسين من جانبها المضاء . أى أن السويقة تنحرف ، حتى بفرض انتظام توزيع الأوكسين بها ، تجاه مصدر الضوء نظراً لزيادة حساسية جانبها المظلل للأوكسين .

على أن أوفربيك قد اختبر عام ١٩٣٦ تأثير الضوء فى مفعول « أوكسين ا » و « الهتيروأوكسين » فى نمو أغلفة شوفانية مبتورة ومقممة بقطع أجارية ، ذات وضع جانبى ، محتوية على أحد الهرمونين أو الآخر . فحدثت الانحرافات ، عند إضاءة الأغلفة إضاءة منتظمة وكذلك فى الظلام ، فى الاتجاهات المضادة للجوانب الموضوعة فوقها قطع الأجار . بيد أن الانحرافات كانت ، فى تجارب «أوكسين ا» ، أقل فى الضوء منها فى الظلام . بينما كان من المتعذر ، فى تجارب «الهتيروأوكسين» ، إدراك أى نقص فى الانحرافات بفعل الضوء . فدلت هذه النتائج بوضوح على أن « أوكسين ا » قد يعتوره « فتور أو تثبيط ضوئى » (١) . أما « الهتيروأوكسين » فإنه ، بعكس ذلك ، ذو « ثبات ضوئى » (٢) بين .

وقد أكد علماء آخرون ما ذهب اليه فنت من قبل من أن الإضاءة القوية

---

(١) Photo-inactivation

(٢) Photostability

قد تسفر عن إتلاف الأوكسين أو فتوره وإبطاء مفعوله فى الأنسجة النباتية . ومن أجل ذلك قد يرجع حدوث الانتحاءات الضوئية تحت ظروف معينة ، إلى الحد من مفعول الأوكسين فى جانب العضو النباتى المضاء من جهة ، وإلى هجرة الأوكسين من جانبه المضاء لجانبه المظلل من جهة أخرى .

ويختلف تأثير أشعات الطيف المختلفة فى إحداث الانحرافات الضوئية . فقد ذكر « جونستون » (١) أن الموجات القصيرة (من ٤٤٠ إلى ٤٨٠ ملليميكروناً) هى أكثر مفعولا . أما الموجات الطويلة فى نهاية الطيف الحمراء فعديمة المفعول الضوئى تقريباً .

الانتحاء المائى

يلاحظ أن القمم الجذرية لبعض أنواع من النباتات تتجه نحو مناطق التربة الأكثر تشبعاً بالماء . فاذا استنبتت بذور بعض البقول أو القرعيات بين طبقتين من التربة إحداهما منداة بالماء والأخرى جافة فى إطار تميل قاعدته ٤٥° عن الاتجاه العمودى ، وكانت الطبقة الجافة هى التى تسفل المستوى الفاصل بينهما ، فإن الجذور النامية تنحرف بعيداً عن التربة الجافة تجاه طبقة التربة العلوية المبللة وتنمو بمحاذاة المستوى الفاصل بين التربتين .

بيد أن « لوميس وإيفان » (٢) قد اختبرا (١٩٣٦) ، بنفس هذه الطريقة ، نمو آلاف البادرات التى تنتمى إلى ستة وعشرين نوعاً من النباتات المختلفة ، فوجدا أن قلة ضئيلة من هذه الأنواع قد انتحت انتحاء مائياً موجباً . أما الكثرة الغالبة فسرعان ما توقف نمو جذورها ، التى بدأت تنمو إلى أسفل بفعل مؤثر الجاذبية الأرضية ، نظراً لعدم الكفاية المائية . وتدل نتائج هذه التجربة على أن ظاهرة « الانتحاء المائى » ليست من الظواهر التى تحدث بصفة عامة فى ظروف الحقل الطبيعية .

---

(١) Johnston 1934

(٢) Loomis & Ewan

وترجع الانحرافات المائية إلى اختلاف معدلى نمو جانبي الجذر اختلافاً لا يزال يكتنف الغموض تفسير أسبابه .

الانتحاء الكيماوى

قد يكون لمركبات البيئة الكيماوية أثر توجيهى فى نمو بعض أعضاء النبات . فإذا استنبتت حبوب اللقاح فى مزرعة غذائية بها بعض أجزاء من المبيض ، تنحت الأنابيب اللقاحية عن الهواء وتوجهت تلقاء أجزاء المبيض . والمظنون أنه توجد بعضو التأنيث منبهات كيماوية تلعب دوراً هاماً فى توجيه نمو الأنبوبة اللقاحية . وتنمو هذه الأنبوبة ، فى ظروف التلقيح الطبيعية ، عبر أنسجة القلم ولا تخطىء مطلقاً التوجه الصائب نحو الكيس الجنينى مسترشدة ، فيما يبدو ، بالمركبات التى تفرزها خلايا البويضة الناضجة .

ولهذه الظاهرة ، التى يطلق عليها « الانتحاء الكيماوى الموجب » ، أهمية بالغة فى حياة الفطريات وغيرها من النباتات الرمية والطفيلية . فهى تساعد على توجيه الخيوط الفطرية (١) والممصات (٢) نحو مصادر المواد الغذائية . فإذا زرعت بعض الجراثيم الفطرية فوق السطح السفلى لورقة نباتية حقنت بمحلول سكرى مثلا ، فإن الخيوط الفطرية تتسلل إلى أنسجة الورقة الداخلية عبر ثغورها بصورة مشابهة لما كان يحدث لو أن الورقة قد أصيبت بفطر متطفل .

الانتحاء اللمسى

تتثبت بعض المتسلقات على دعائمها بواسطة أعضاء خاصة محورة ، كالمحاليق (٣) أو غير محورة من شأنها أن تتأثر بعامل التلامس مع سطوح أجسام صلبة غير مستوية فيثير فيها « انحرافات لمسية » واضحة . فبمجرد أن يلامس جانب « المحلاق » مثلا جسما صلباً ، تقصر خلايا هذا الجانب وتستطيل خلايا الجانب المضاد ، وتكون

---

(١) Hyphae

(٢) Haustoria

(٣) Tendrils

النتيجة التفاف المحلاق حول الدعامة . وتتم هذه الحركة غير العكسية [١] عادة فى دقائق معدودة ، وتتم فى بعض أنواع النبات فى أقل من دقيقة واحدة .

ومن الطريف أن مثل هذه الأعضاء تجاوب سريعاً على الملامسة مع الأجسام الصلبة مهما كانت خفيفة ، بفرض ألا تكون الأجسام ملساء تماماً وأن يحدث التلامس فى أكثر من موضع . أما ملامستها للسوائل أو الأجسام الملساء فلا تثير أى انحراف إطلاقا . فيكفى لحدوث انحراف المحلاق مثلا أن يمرر فوق سطحه خيط رفيع يزن جزءاً يسيراً من المليجرام ، بينما لا تسبب انحرافه قطرات المطر ولا قطرات من الزئبق أثقل بضع آلاف مرة من الخيط .

ولم تفسر بعد ظاهرة الانتحاء اللمسى تفسيراً مقنعاً .

أما الحركات النباتية الأخرى[٢] التى ينبغى تمييزها تمييزاً تاماً من الانتحاءات، فهى التى تصدر من بعض أعضاء النبات عند تأثرها بمنبه خارجى شامل يعمل فيها بأقدار متساوية من كل جانب ، وكذلك الحركات التى لا يتحدد اتجاهها باتجاه المؤثر الخارجى بل تصدر من العضو النباتى على وتيرة واحدة وفى نفس الاتجاه دون مراعاة للجانب الذى يعمل منه المؤثر . وتتضمن المؤثرات المؤدية لمثل هذه الحركات تغيرات الدرجة الحرارية أو القوة الضوئية للبيئة المحيطة . فتتفتح أزهار « الزعفران » [٣] عند نقلها من مكان بارد إلى آخر دافئ فى غضون ٣-٥ دقائق . ومرد هذه الحركة إلى زيادة نمو سطح البتلات العلوى عن نمو سطحها السفلى فى درجات الحرارة العالية ، فتتقوس نحو الخارج وتصبح الزهرة متفتحة . ويؤدى خفض درجة الحرارة إلى عكس ذلك تماماً .

وتغمض أزهار « زنبق الماء » [٤] و « وناب الأسد » و « الأوكزالس أو الحميض » [٥] عند خفض الضوء حول النبات ، فتغمض لا فى المساء فحسب بل

---

(١) تتميز هذه الحركة عن غيرها من الحركات اللمسية ، التى سيشار إليها فيما بعد ، بأنها تحدث بصورة غير عكسية ، فأدرجت لذلك ضمن الانتحاءات .

(٢) وهى الحركات التى يطلق عليها « Nastic movements » .

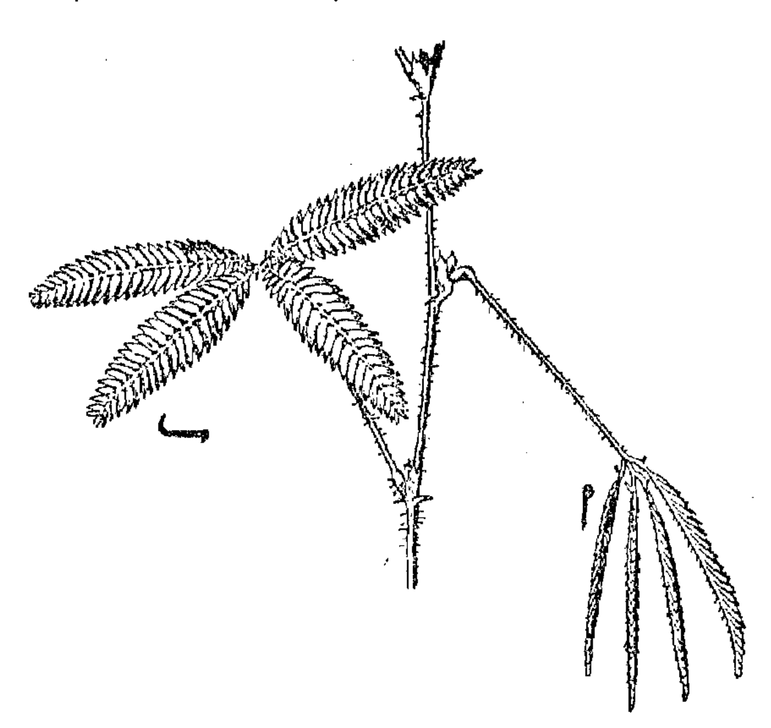
(٣) Saffron, or *Crocus sativus*   (٤) Water lily

(٥) *Oxalis*

وعند تلبد الجو وقتامه . وبالعكس تغمض أزهار أنواع أخرى من النباتات ، مثل « النيكوسيانا » (١) و « الإينوثيرا » (٢) ، عند زيادة الضوء وتتفتح عند إضعافه . ولذلك تغمض مثل هذه الأزهار فى باكورة النهار ، بينما تتفتح تفتحاً كاملا فى المساء ووقت قتام الجو .

وتغير الأوراق الغضة لبعض أنواع مختلفة من النباتات ، وعلى الأخص الأوراق المركبة لنباتات العائلة الفراشية وكذلك بعض أفراد عائلة الجيرانيم ، أوضاعها بانتظام تام ليلا ونهاراً . فتسترخى أوراق « الجازع » مثلا أثناء الليل ، بينما تتخذ فى النهار وضعاً أفقياً تقريباً . وترجع هذه الحركة الورقية إلى اختلاف معدل النمو فى جانبى الورقة ، بدليل وقفها وقفاً تاماً عند بلوغ الأوراق حجمها الكامل . وقد توجد بعض العلاقة بين مثل هذه الحركة النموية وتوزيع الأوكسينات بالأنسجة ، سيما وقد أمكن الحصول على حركات ورقية مماثلة عند وضع كميات صغيرة من عجينة هرمونية على الأعناق أو العروق الوسطى لأوراق كثير من أنواع النبات .

وتسترخى أوراق « النبات الحساس » (أو نبات المستحية) (٣) وتنطوى



شكل (٣٩) ـ النبات الحساس . أ ورقة مسترخية ، ب ورقة منبسطة

(١) *Nicotiana*
(٢) Evening primrose, or *Oenothera*
(٣) Sensitive-plant, or *Mimosa pudica*

وريقاتها أزواجا أزواجا (شكل ٣٩) عند لمس إحداها أو تنبيهها بأى مؤثر خارجى، كالتغير من الإضاءة إلى الإظلام أو غير ذلك . وقد يتعدى التأثير ، متى كان شديداً ، الورقة التى يعمل فيها المؤثر إلى ما عداها من أوراق على الساق ، فترتخى هذه على التعاقب إلى أن يعم التأثير جميع أوراق النبات . وقد أوضح البعض عملياً عدم وقف سريان التأثير عند فصل أجزاء النبات بعضها عن بعض وإعادة وصل ما انقطع بأنبوبة من المطاط أو الزجاج ممتلئة بالماء . فدل ذلك على أنه لا يشترط لسريان المؤثر أن يكون وسط الانتقال حياً ، ومن ثم ينتفى وجود أى نوع من الجهاز العصبى بالنبات كما ذهب الظن قديماً ببعض العلماء . والاعتقاد السائد أن وسيلة انتقال المؤثر إنما هى مادة كيماوية من نوع الهرمونات تنطلق عند موضع التأثير وتنتقل ، فيما يبدو ، فى التيار المائى عبر الأوعية الخشبية إلى وسائد (١) أعناق الأوراق .

وترجع حركة الأوراق إلى تغيرات سريعة طارئة يثيرها المؤثر فى الضغط الامتلائى لخلايا الوسائد الورقية ، فيتناقص امتلاء خلايا جانب الوسادة السفلى بسبب انتقال الماء منها إلى المسافات البينية الواسعة ، بينما تحتفظ خلايا الجانب العلوى بتوترها وامتلائها الأصلى أو ربما بأزيد منه ، فينحنى العنق إلى أسفل وتتدلى الورقة من جراء ذلك . أما الطريقة التى يؤثر بها الهرمون والمسببة لهذه التغيرات الطارئة فى امتلاء خلايا أحد جوانب الوسادة فغامضة . ويتجه الظن إلى أن حركة خروج الماء من الخلايا إلى المسافات البينية قد تكون مقرونة بزيادة فى نفاذية الأغشية السيتوبلازمية وربما بنقص فى محتويات الخلية ذات الفعل الأزموزى . على أن هذه التغيرات لا بد وأن تكون عكسية ، لأن الخلايا المرتخية تستعيد امتلاءها خلال فترة زمنية وجيزة .

---

(١) Pulvini

المـراجـــع

ا ـ المؤلفات

وظائف أعضاء النبات (١٩٤٢) للدكتور عبد الجليل الجوادى .

Avery, G. S., & Johnson, E. B., 1947 :Hormones and horticulture. New York.

Barton Wright, E. C. 1941 : General plant physiology. London.

Bayliss, W. M. 1927 : Principles of general physiology. London

Crocker, W. 1948 : Growth of plants. New York.

Darwin, F., & Acton, E. H. 1925 : Practical physiology of plants. Cambridge.

Dixon, H. H. 1914 : Transpiration and the ascent of sap in plants. London.

Gortner, R. A. 1938 : Outlines of biochemistry. New York.

Haas, P., & Hill, T. G. 1928 — 1929 : An introduction to the chemistry of plant produtcs. 2 vols. London.

Haberlandt, G. 1914 : Physiological plant anatomy. London.

Hawk, P. B. & Bergeim O. 1938 : Practical physiological chemistry. London.

Loomis, W. E., & Shull, C. A . 1937 : Methods in plant physiology. New York & London.

Maximov, N. A. 1930 : A textbook of plant physiology. New York & London.

— 1935 : The plant in relation to water. London.

Meyer, B. S. & Anderson, D. B. 1941 : Plant physiology. NewYork

Miller, E. C. 1938 : Plant physiology. New York & London.

Onslow, M. W. 1931 : The principles of plant biochemistry. Cambridge.

— 1931 Practical plant biochemistry. Cambridge.

Pfeffer, W. 1900—1903 : The physiology of plants. 3 vols. Oxford.

Said, H. 1948. : Fundamentals of plant physiology. Cairo.

Seifriz, W. 1936 : Protoplasm. New York.

Stiles, W. 1924 : Permeability. London.

— 1925 : Photosynthesis. London.

— 1936 : An introduction to the principles of plant physiology. London.

— & Leach, W. 1932 : Respiration in plants. New York.

Thomas, M. 1940 : Plant physiology. London.

Willstäter, R., & Stoll, A., 1928 : Investigation on chlorophyll. Lancaster.

ب ـ النشرات

نورد فيما يلي مجموعة مختارة من النشرات روعى ، تيسيراً للقارىء ، إفراد ما يتعلق بكل باب من أبواب الكتاب على حدة .

الخلية النباتية

Anderson, D. B., 1935 : The structure of the walls of the higher plants. Bot. Rev. 1, 52 — 76.

Lepeschkin, W. W., 1928. The chemical and physical composition of protoplasm Sci. 68, 45 — 48.

Seifriz, W., 1935 : The structure of protoplasm. Bot. Rev. 1, 18 — 36

Stiles, W., 1938 : The physiology of plant cell. Nature, 142, 979 — 983.

النفاذية

Henderson, F. Y., 1926 : On the effect of light and other conditions upon the rate of water loss from the mesophyll. Ann. Bot. 40, 507 — 514.

Hoagland, D. R. & Davis, A. R., 1923 : Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. J. Gen. Physiol. 6, 47 — 62.

Lepeschkin, W. W., 1930 : Light and the permeability of potoplasm. Am. J. Bot. 17, 953 —971.

— , 1932 : The influence of narcotics, mechanical agents, and light upon the permeability of protoplasm. Am. J. Bot. 19, 568 — 580.

Ooterhout, W. J. V., 1912 : Permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Sci. 35, 112--115.

— , 1921 : Conductivity and permeability. J. Gen. Physiol. 4, 1—9.

Sen, B., 1928 : The effect of temperature on the permeability of the protoplasmic membrane. Proc. Roy. Soc. B. 103, 272—288.

Stiles, W. & Jorgensen, I. 1917 : Studies in permeability. Ann. Bot. 31, 47—76 & 415—434.

Tröndle, A., 1910 : Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Zahrb. wiss. Bot., 48, 171 — 182 (Bot. Centrbl. Bend 116, 313, 1911).

الانتشار والحالة الغروية

Beck, W. A., 1928 : Osmotic pressure, osmotic value and suction tension. Plant Physiol. 3, 413—441.

Harris, J. A., & Gortner, R. A., 1914 : Notes on the calculation of the osmotic pressure of expressed vegetable solutions from the depression of the freezing point. Am. J. Bot. 1, 75—78.

Seifriz, W., 1923 : Phase reversal in emulsions and protoplasm. Am. J. Physiol. 66, 124—139.

Sen, B. 1934 : The electric charge of the colloid particles of protoplasm. Ann. Bot. 48, 143—151.

Thoday, D. 1918 : On turgescence and the absorption of water by the cells of plants. New phytol. 17, 108—113.

امتصاص الماء

Grossenbacher, K. A , 1938 : Diurnal fluctuation in root pressure. Plant Physiol. 13, 669—676.

James, W. O., & Baker, H., 1933 : Sap pressure and the movement of sap. New Phytol. 32, 317—343.

Kramer, P. J., 1932 : The absorption of water by root systems of plants. Am. J. Bot. 19, 148 — 164.

— , 1934 : Effect of soil temperature on the absorption of water by plants. Sci. 79, 371 — 372.

Loehwing, W. F., 1934 : Physiological aspects of the effect of continuous soil aeration on plant growth. Plant Physiol. 9, 567 — 583.

Moinat, A. D., 1932 : Available water and the wilting of plants. Plant Physiol 7, 35 — 46.

امتصاص العناصر

Hoagland, D. R., & Broyer, T. C., 1936 : General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. Plant Physiol. 11, 471 — 507.

— , **& Davis, A. R.**, 1923 : The composition of the cell sap of the plant in relation to the absorption of ions. J. Gen. Physiol. 5, 629—646.

Osterhout, W. J. V., 1925 : Is living protoplasm permeable to ins ? J. Gen. Physiol. 8, 131—146.

— , **Kamerling, S. E., & Stanley, W. M.** 1934 : The kinetics of penetration. J. Gen. Physiol. 17, 445 — 467 & 469 — 480.

— , 1936 : The absorption of electrolytes in large plant cells. Bot. Rev. 2, 283 — 315.

Steward, F. C., & Berry, W. E., 1936 : The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. The effect of oxygen upon respiration and salt accumulation. Ann. Bot. 50, 345 — 366

Stiles, W., & Kidd, F., 1919 : The influence of external concentration on the position of the equilibrium attained in the intake of salts by plant cells. Proc. Roy. Soc. B. 90, 448 — 470.

النتح

Beck, W. A., 1931 ; Variations in the O_g of plant tissues. Plant Physiol. 6, 315—323.

Curtis, O. F., 1936 : Comparative effects of altering leaf temperatures and air humidities on vapour pressure gradients. Plant Physiol. 11, 595 — 603.

Freeman, G. F., 1920 : Studies in evaporation and transpiration. Bot. Gaz. 70, 190 — 211.

Gamil, M., 1939 : An analysis of the influence of ethereal oils on transpiration. M. Sc. thesis Foad 1 University.

Knight, R. C., 1922 : Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content, and wilting of plants. Ann. Bot. 36, 361 — 385.

Loftfield, J. V. G., 1921 : The behaviour of stomata. Carnegie Inst. Wash. Pub. 314.

Martin, E. V., & Clements, F. E., 1935 : Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annus.* Plant Physiol. 10, 613 — 660.

Scarth, G. W., 1932 : Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. Plant Physiol. 7, 481—504.

Thut, H. F., 1938 : Relative humidity variations affecting transpiration. Am. J. Bot. 25, 589 — 595.

التغذية النباتية

Brenchley, W. E., 1936 : The essential nature of certain minor elements for plant nutrition, Bot. Rev. 2, 179—196.

Gregory, F. G. & Baptiste, E. C. D. 1936 : Physiological studies in plant nutrition. Ann. Bot. 50, 579.

Hoagland, D. R., 1937 : Some aspects of the salt nutrition of higher plants. Bot. Rev. 3, 307 — 334.

Mc Murtrey, J. E., 1938 : Distinctive plant symptoms caused by deficiency of any one of the chemical elements essential for normal development. Bot. Rev. 4, 183 — 203.

Trelease, S. F., Trelease, H.M., 1935 ; Changes in hydrogen-ion concentration of culture solutions containing nitrate and ammonium nitrogen. Am. J. Bot. 22, 520—542.

التحول الغذائى

Baly, E. C. C., 1928 : Photosynthesis. Sci. 68,364 — 367.

— , & Davis, J. C., 1927 : Photosynthesis of naturally occuring compounds. III, Photosynthesis in vivo & in vitro. Proc. Roy. Soc. A., 116, 219—226.

Barton-Wright, E. C., & Pratt, M. C. 1930 : Studies in photosynthesis. 1 The formaldehyde hypothesis. Biochem. J. 24, 1210 — 1216.

Blackman, F. F., 1928 : Analytic studies in pant respiration. Proc. Roy. Soc. B. 103, 491—523.

— , & Parija, P., 1928 : Analytic studies in plant respiration. Proc. Roy. Soc. B. 103, 412—446.

Briggs, G. E, 1935 : Photosynthesis in intermittent light in relation to current formulations of the photosynthetic mechanism. Biol. Rev. 10, 460 — 482.

Eckerson, S., 1924 : Protein synthesis by plants. 1. Nitrate reduction. Bot. Gaz. 77, 377—390.

Emerson, R., & Arnold, W., 1932 : A seperation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. J. Gen. Physiol. 15, 391 — 420.

— , & Green, L., 1937 : Nature of the Blackman reaction in photosynthesis. Plant Physiol. 12, 537—545.

Gustafson, F. G., 1943 : Production of alcohol and acetaldehyde by tomatoes. Plant Physiol. 9, 359—367.

Leach, W., 1936 : Researches on plant respiration. Proc. Roy. Soc. B. 119, 507—521.

Mc Kee, H. S., 1937 : A review of recent work on the nitrogen metabolism of plants. New Phytol. 36, 33—56, 240—266.

Pearsall' W. H., & Ewing, J., 1924 : The isoelectric points of some plant proteins. Biochem. J. 18, 329—339.

Turner, J. S., 1937 : On the relation between respiration and fermentation in yeast and the higher plants. New Phytol. 36, 142 — 169.

Wilson, P. W., 1937 : Symbiotic nitrogen-fixation by the Leguminosae. Bot. Rev. 3, 365—399.

النمو

Adams, J., 1924 : Does light determine the date of heading out in winter wheat and winter rye ? Am. J. Bot. 11, 535 539.

Arthur, J. M., & Harvill, E, K., 1941 : Flowering in *Digitalis purpurea* initiated by low temperature and light. C. B. T, I, 12, 111-117,

Avery, G. S., Burkholder, P. R., & Creighton, H. B., 1937 : *Avena* coleoptile curvature in relation to different concentrations of certain synthetic substances. Am. J. Bot. 24, 226—232.

Cholodny, N., 1936 : Growth hormones and development of plants. Nature, 138, 586.

Edwards, T. I. Pearl, R., & Gould,S . A., 1934 : Influence of temperature and nutrition on the growth and duration of life of *Cucumis melo* seedlings. Bot. Gaz. 96, 118 — 135.

Gardner, F. E. , Marth, P. C., & Batjer, L. P. : 1939 Spraying with plant growth substances to prevent apple fruit dropping. Sci. 90, 208 — 209.

Garner, W. W., 1937 : Recent work on photoperiodism. Bot. Rev. 3, 259—275.

— , & Allard, H. A., 1920 : Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agr. Res. 18, 553—606.

Gregory, F. G., & Purvis, O. N., 1936 : Vernalization of winter rye during ripening. Nature, 138, 973.

Hitchcock, A. E., & Zimmerman, P. W., 1935 : Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. C. B. T. I, , 7, 447 — 476.

Mc Kinney, H. H., & Sando, W, J., 1933 : Russian methods for accelerating sexual reproduction in wheat. J.Hered.24, 165—166.

— , & — 1935 : Earliness of sexual reproduction in wheat as influenced by temperature and light in relation to growth phases. J. Agr. Res. 51, 621—641.

Pearse. H. L., 1938 : Experiments with growth - controlling substances. Ann. Bot. 2, 227.

Snow, R., 1932 : Growth regulators in plants. New Phytol. 31, 336 — 354.

Thimann. K. V., 1937 : On the nature of inhibitions caused by auxin. Am. J. Bot. 24, 407 — 412.

—, 1938 Hormones and the analysis of growth. Plant Physiol. 13, 437 — 449.

— , & Skoog, F., 1934 : On the inhibition of bud development and other functions of growth substances in *Vicia faba*. Proc. Roy. Soc. B. 114, 317 — 339.

Thompson, H. C., 1933 : Temperature as a factor affecting flowering of palnst. Proc. Soc. Hort. Sci. 30, 440 — 446.

Thomson, J. R. 1936 : Vernalization. Sci. Prog. 30, 644 — 651.

Tincker, M. A. 1936 : Relation of growth substances to horticulture . J. Roy. Hort Soc. 61, 380.

— , 1938 : Growth substances and rooting of cuttings. Ibid. 63, 210.

Went, F. W., 1935 : Auxin, the plant growth - hormone. Bot. Rev. 1, 162—182.

— , 1938 : Specific factors other than auxin affecting growth and root formations. Plant Physiol. 13, 55 — 80.

الإحساس والحركة في النبات

Blackman, V. H., & Paine, S. G., 1918 : Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. Bot. 32, 69 — 85.

Burkholder, P. R., & Pratt, R., 1936 : Leaf movements of *Mimosa pudica* in relation to the intensity and wave length of the incident radiation. Am. J. Bot. 23, 212 — 220.

Loomis, W. E., & Ewan, L. M., 1936 : Hydrotropic responses of roots in soil. Bot. Gaz. 97, 728—743.

Rawitscher, F., 1937 : Geotropism in plants. Bot. Rev. 3, 175—194.

Zimmerman, P. W., & Hitchcock. A. E., 1936 : Effect of light and dark on responses of plants to growth substances. C. B. T. I. 8, 217—231.